

Untersuchungen zum Lautschema
des Weibchens von *Chorthippus biguttulus* (L.)
(Orthoptera, Acrididae)

Dagmar Uhrig

1970

Untersuchungen zum Lautschema
des Weibchens von *Chorthippus biguttulus* (L.)
(Orthoptera, Acrididae)

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Ludwig - Maximilians - Universität
München

vorgelegt von

Dagmar Uhrig

aus Helmstedt

Mai 1970



1. Referent: Prof. Dr. Dr.h.c. H. Autrum

2. Referent: Prof. Dr. J. Jacobs

Tag der mündlichen Prüfung: 8. Juli 1970

Gratias ago
=====

Herrn Professor Dr.Dr.h.c. H. Autrum verdanke ich die Einführung in die Probleme der Wahrnehmungsphysiologie. Für seine großzügige Unterstützung und sein stetes Interesse am Fortgang der Arbeit bin ich ihm zu großem Dank verpflichtet.

Bei der Meisterung der technischen Probleme und Schwierigkeiten war mir Herr Dr. W. Zarnack ein sehr hilfsbereiter, verlässlicher Berater. Er hat verschiedene Schaltpläne entworfen und mir beim Aufbau der Apparatur geholfen. Herr Dr. E. Butenandt vom Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen arbeitete freundlicherweise das Programm für die Lochkarten-Speicherung der Tonbanddaten aus. Dafür sei ihnen beiden herzlich gedankt.

Ebenso möchte ich den Herren Dr. Hauske vom Institut für Nachrichtentechnik, München, und Dr. Dörrscheidt für viele Hinweise zur technischen Durchführung und für die leihweise Überlassung eines Pulsgenerators danken.

Besonderen Dank sage ich auch Herrn O.v.Helversen, Biologisches Institut in Freiburg, für viele weiterführende Diskussionen.

Für die Gewährung eines Stipendiums danke ich der Studienstiftung des deutschen Volkes.

Inhalt:

EINLEITUNG UND FRAGESTELLUNG	1
I. GÈSANG DER MÄNNCHEN	5
1. Methode	5
2. Vergleich mit den Nachbararten (Chorthippus brunneus (THUNBERG), Chorthippus mollis (CHARPENTIER) und Ch. eisenstrauti (RAMME)).....	6
3. Aufbau des Gesanges von Chorthippus biguttulus (L.).....	10
Verlänge, Verszahl, Versabstand	11
Innere Versstruktur	12
Vergleich verschiedener Populationen	19
4. Vergleich von Normal- und Werbewechselgesang	20
II. EXPERIMENTE ZUM LAUTSCHEMA VON CHORTHIPPUS BIGUTTULUS (L.)	21
1. Auswahl der Reize, die als Lautattrappen dienen sollen	21
2. Reizapparatur	24
3. Motivation	26
4. Test und Testprogramm	30
5. Ergebnisse	33
Konstanz des Lautschemas	36
Vergleich der Reaktionsmaxima bezüglich ihrer Lage	36
Vergleich der Reaktionsmaxima bezüglich ihrer absoluten Antworthöhe	39
(a) Normierung	39
(b) Konstruktion des Lautschemas	41
Der Einfluß der Temperatur auf das Lautschema	42
DISKUSSION	46
Vergleich der in den Abschnitten I und II gewonnenen Ergebnisse	47
Zur Temperaturabhängigkeit des Lautschemas	49
Das Lautschema von Ch. biguttulus im Rahmen der Ergebnisse anderer Autoren	50
ZUSAMMENFASSUNG	52
LITERATUR	53

Einleitung

Die Gesänge der Feldheuschrecken dienen der akustischen Kommunikation. Viele Arten haben im Funktionskreis des Fortpflanzungsverhaltens verschiedene Gesangsformen entwickelt.

Die akustische Kommunikation hat gegenüber der gut ausgebildeten visuellen Orientierung im unübersichtlichen Lebensraum der Heuschrecken den Vorzug einer größeren Reichweite. Die Erweiterung des Aktionsradius war sicher der primäre Selektionsvorteil. Bedienen sich mehrere Arten im gleichen Biotop der akustischen Verständigung, besteht die Notwendigkeit der artlichen Differenzierung: Der Gesang konnte zu einem praenuptialen Isolationsmechanismus werden. So haben beispielsweise die drei morphologisch sehr nahestehenden Arten *Chorthippus brunneus* (THUNBERG), *Chorthippus biguttulus* (L.) und *Chorthippus mollis* (CHARPENTIER) sehr unähnliche Gesänge. PERDECK (1957) hat nachgewiesen, daß der Gesang der beiden erstgenannten Arten tatsächlich die wesentliche artisolierende Barriere ist. Weibchen von *Ch. biguttulus* wehren artfremde Männchen gewöhnlich heftig ab, lassen aber eine Paarung mit Männchen der Nachbarart *Ch. brunneus* zu, wenn ihnen gleichzeitig arteigener Gesang geboten wird.

Voraussetzungen für die isolierende Funktion des Heuschreckengesanges sind: (1) Der Gesang muß artspezifische Merkmale enthalten. (2) Er muß als arteigen erkannt werden. Notwendig sind also ein Sender mit einem lauterzeugenden Apparat und einer artspezifischen Bewegungskoordination und ein Empfänger mit einem geeigneten Sinnesorgan und einem dem Gesang angepaßten Auslöseschema (AAM). Dieses Korrelat des Gesanges auf der Seite des Empfängers nenne ich "Lautschema". Es ist zu erwarten, daß nicht die Gesamtheit der Merkmale des Gesanges notwendig ist, um die zu dem AAM gehörige Reaktion auszulösen, sondern daß nur bestimmte Parameter - die "Schlüsselreize" des Gesanges - ausgewertet werden.

In vorliegender Arbeit soll untersucht werden, welche Komponenten des Gesanges als Schlüsselreize wirksam sind. Welche Parameter des Heuschreckengesanges enthalten die Information, die dem Empfänger einen artgleichen Partner anzeigt? Welche Merkmale muß eine akustische Attrappe notwendig enthalten, damit sie als Auslöser wirken kann?

Als Versuchstier wählte ich *Chorthippus biguttulus* (L.); diese Art bildet mit *Ch. brunneus* und *Ch. mollis* eine Gruppe von drei "sibling species". Da alle drei Arten in Mitteleuropa sympatrisch vorkommen und ihr Gesang nachgewiesenermaßen die Kreuzungsbarriere bildet (PERDECK 1957), ist zu erwarten, daß das Lautschema aller drei Arten durch Selektionsdruck stabilisiert und daher scharf definiert ist. Aus folgenden Gründen erwies sich *Ch. biguttulus* als das günstigste Versuchstier unter den drei Arten: (1) Der Gesang von *Ch. biguttulus* ist im Gegensatz zu dem von *Ch. mollis* künstlich leicht herzustellen. (2) Ein Wechsel=singen von Attrappe und Versuchstier läßt sich einfacher durchführen als mit *Ch. brunneus*. Während bei *Ch. brunneus* eine exakt eingehaltene Rate der sehr kurzen Verse von ca. 130 ms Dauer eine wichtige Rolle zu spielen scheint (WEIH 1951), ist die Metrik der über eine Sekunde dauernden Verse von *Ch. biguttulus* nicht so streng und daher leichter - und von Hand - zu imitieren.

Bisher wurden Versuche zum Lautschema von Feld=heuschrecken nur an Männchen durchgeführt (WEIH 1951, LOHER 1957). Anhand vorgespielter Lautattrappen wurde der AAM für einen Antwortvers des Männchens abgegrenzt. LOHER kam dabei zu dem Ergebnis, daß *Ch. brunneus* - da er auf vielerlei Geräusche, wie Filmkameras, Galtonpfeife, Mundlaute und sogar auf den Gesang anderer Arten reagiert - ein weites, *Ch. biguttulus* ein relativ enges Lautschema besitzt.

Der Antwortvers eines *biguttulus*-Männchens ist nun aber eine relativ unspezifische Reaktion: Ein Männchen antwortet

mit Normalgesang sowohl auf den Gesang anderer Männchen als auch einem singenden Weibchen. Dieses kann es aber sehr wohl von einem Geschlechtsgenossen unterscheiden, denn es hüpfst sofort in Richtung auf das Weibchen hin, während es auf Männchengesang keine entsprechende lokomotorische Reaktion zeigt. Zudem treten ab einer bestimmten Entfernung der Männchen untereinander Rivalengesang und Störungslaute auf, die einem Weibchen gegenüber nicht geäußert werden (WEIH 1951). Der AAM für das Aufsuchen des Weibchens ist enger als der für einen Antwortvers, doch sind beide schwer gegeneinander abzugrenzen. Da die Männchen außerdem häufig spontan singen, ist oft kaum zu entscheiden, ob sie tatsächlich auf eine gebotene Attrappe re-agiert haben.

Dagegen singen die Weibchen sehr selten spontan; ihr Gesang erfolgt als Antwort auf den Spontangesang eines Männchens und ist Ausdruck erhöhter Paarungsbereitschaft (JACOBS 1944, 1948, 1949, WEIH 1951, RENNER 1952, HASKELL 1958). Man kann also erwarten, daß er ausschließlich auf den Gesang arteigener Männchen erfolgt. Damit ist der Antwortgesang der Weibchen als Maß für die Wirksamkeit einer Lautattrappe besonders geeignet. Aus diesem Grund habe ich das Lautschema der Weibchen untersucht.

Die Frage nach den Informationsträgern für das Erkennen des arteigenen Partners kann mit zwei voneinander unabhängigen Methoden angegangen werden. (1) Durch Vergleich der Männchengesänge nahe verwandter, sympatrisch lebender Arten lassen sich die spezifischen Charakteristika eines Gesanges auffinden. Nur solche artspezifischen Merkmale oder Merkmalskombinationen kann die Heuschrecke zum Erkennen des Partners verwenden. Außerdem sollten diese Merkmale in den Gesängen aller Individuen konstant sein; individuell stark variierende Merkmale dürften für das Erkennen bedeutungslos sein. (2) Erst mit Experimenten

kann man prüfen, welche Parameter die höchste Wirksamkeit haben, und die "Weite des Lautschemas" abstecken, indem man die Parameterwerte solange variiert, bis das Tier auf die Attrappe nicht mehr antwortet.

Dementsprechend gliedert sich die folgende Untersuchung in zwei Teile: (I) Vergleich der Männchengesänge und (II) Experimente über das Antwort-Verhalten der Weibchen gegenüber Lautattrappen.

I. Gesang der Männchen

Im Rahmen der Fragestellung ist vor allem der Spontangesang von Bedeutung. Von den verschiedenen Lautäußerungen der biguttulus-Männchen, wie Spontangesang (= gewöhnlicher Gesang, Normalgesang), Rivalengesang, Werbegesang (mit "Schüttelvers"), Störungs- und Anspringlauten, hat der Spontangesang die Funktion, einem Weibchen die Anwesenheit des Männchens bemerkbar zu machen. Ein aktiv paarungsbereites Weibchen antwortet auf diesen Spontangesang; gewöhnlich reagiert das Männchen sofort mit einem weiteren Vers, und es entwickelt sich ein Werbewechselgesang zwischen den beiden Geschlechtspartnern.

1. Methode

Die Lautäußerungen wurden mit einem Tonbandgerät (UHER 4200, AKG-Mikrophon 202 Ds) registriert; der Frequenzbereich reichte bis ca. 20 kHz. Alle Aufnahmen wurden in einem schalltoten Raum durchgeführt. Die Temperatur wurde während der Aufnahmen konstant gehalten. Um zu vermeiden, daß Strahlungswärme die Innentemperatur der Tiere unkontrollierbar erhöhte, wurde der Schallraum mit einem Warmluft=erhitzer auf die gewünschte Temperatur gebracht. Erst nachdem sich die Temperatur über 20 Minuten lang nicht mehr geändert hatte, begann ich mit den Tonaufnahmen.

Die Aufnahmen wurden über einen aktiven Hochpaß, der ab 1 kHz durchlässig war, gefiltert, um das Grundrauschen zu dämpfen. Das ist zulässig, da in den Gesängen der relative Intensitätsanteil von Frequenzen unter 3 kHz verschwindend gering ist (vgl. Abb. 1).

Die Auswertung wurde elektronisch vorgenommen. Die gefilterten Tonaufnahmen wurden vom Tonbandgerät über einen SCHMITT-Trigger und ein Interface in eine Rechenanlage eingegeben (IBM 1130 des Max-Planck-Institutes für Verhaltensphysiologie in Seewiesen). Mit Hilfe eines

Quarzzählers wurden die Silben- und Pausenlängen der Gesänge auf 1 ms genau ausgemessen und auf Lochkarten ausgegeben. Die Originaldaten wurden durchgesehen, und gelegentliche Fehler, die auf falsches Ansprechen des Triggers zurückzuführen waren, berichtigt. Die anschließende Weiterverarbeitung der Daten wurde an der TR 4 des Leibniz-Rechenzentrums in München durchgeführt.

Zur Kontrolle filmte ich einen Teil der Verse vom Oszillographen (Filmgeschwindigkeiten 200 und 500 mm/s). Die auf den Oszillogrammen ausgemessenen Silben- und Pausenlängen stimmten gut mit den elektronisch berechneten überein.

2. Vergleich mit den Nachbararten (Ch. brunneus, Ch. mollis, Ch. eisentrauti)

Zur Charakterisierung des Heuschreckengesanges kommen zwei Gruppen von Parametern in Frage: Merkmale, die die Frequenz und Merkmale, die die Intensität (beide als Funktionen der Zeit) betreffen. Beide sollen kurz besprochen werden.

(a) Die spektrale Zusammensetzung. Abb. 1 (aus DUMORTIER in BUSNEL 1963) zeigt Spektrogramme des Gesanges von Ch. biguttulus (A) und Ch. brunneus (B). Die Gesänge beider Arten enthalten nahezu alle Frequenzen zwischen 3 und 50 kHz (biguttulus) bzw. 3 und 30 kHz (brunneus). Das Spektrum von Ch. biguttulus reicht zwar über das von Ch. brunneus hinaus, doch dürfte dieser Unterschied kaum wesentlich sein, denn LOHER (1957) hat - allerdings nur im unteren Frequenzbereich - die spektrale Zusammensetzung zahlreicher Gesänge mehrerer Individuen von Ch. biguttulus und Ch. brunneus untersucht und eine große intra- und interindividuelle Streuung bei beiden Arten festgestellt.

Für Ch. mollis und Ch. eisentrauti wurden bisher keine Spektrogramme publiziert, die auch den oberen Frequenzbereich über 20 kHz erfassen. Da aber die Spektren aller

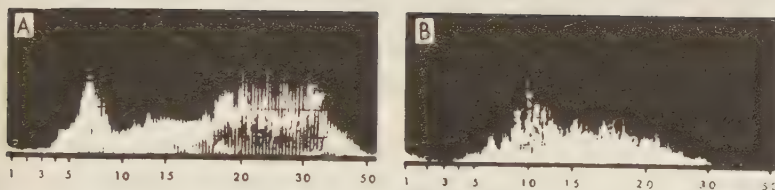


Abb. 1. Frequenzspektrogramme einzelner Verse von (A) *Chorthippus biguttulus* (L.) und (B) *Chorthippus brunneus* (THÜNBERG); (aus DUMORTIER in BUSNEL, 1963).



Abb. 2. Sonagramm eines Versausschnittes von *Chorthippus biguttulus* (L.)

bisher untersuchten Feldheuschreckengesänge (DUMORTIER in BUSNEL 1963) kein spezifisches Muster zeigen, ist es wahrscheinlich, daß dies auch für diese beiden Arten zutrifft.

Aus dem Sonagramm eines biguttulus-Gesanges (Abb. 2) ist zu entnehmen, daß sich das Frequenzspektrum im Laufe des Gesanges nicht ändert.

Es sind also in den Heuschreckengesängen keine artspezifischen Unterschiede bezüglich der Frequenzzusammensetzung - weder im zeitlichen Summenspektrogramm noch in einer Frequenzmodulation - zu finden.

(b) Die zeitliche Intensitätsverteilung. Abb. 3 zeigt Ozzillogramme der Spontangesänge von *Ch. brunneus* (a), *Ch. biguttulus* (b) und *Ch. mollis* (c). Wie man allein durch Betrachten der Abbildung ablesen kann, sind die zeitlichen Intensitätsmuster aller drei Gesänge in zahlreichen Parametern derart verschieden, daß die Heuschrecke jeden dieser Parameter als Erkennungsmerkmal benutzen könnte. Eine ausführliche Tabelle der Unterschiede in den Gesängen von *Chorthippus biguttulus* und *Ch. brunneus* gibt PERDECK (1957).

Der Gesang von *Ch. eisentrauti* (RAMME)¹⁾ ist dagegen dem biguttulus-Gesang sehr ähnlich aus Versen, Silben und Pulsen (vgl. S.10 und Abb. 4 a, c) aufgebaut. FABER (1957) beschreibt die Unterschiede zum biguttulus-Gesang: "Die durchschnittliche Zahl der kräftigen, metallisch schmetternden Einzellaute²⁾ im gewöhnlichen Gesang ist um 1 (2) größer als bei biguttulus;... Doch kommen auch bei eisentrauti gewöhnliche Gesänge mit nur 2, sogar 1 Laut vor;... Die Zahl der einzelnen kräftigen Stöße³⁾ im Schmetterlaut des gewöhnlichen Gesanges beträgt bei eisentrauti nur (8 bis) 12 bis 27 bei einer Dauer von (0.7) 0.8 bis 1.6 Sekunden."

1) Diese ostalpine Art wurde aus Kärnten beschrieben, wo sie nach EISENTRAUT sympatrisch mit *Ch. biguttulus* vorkommt. Möglicherweise gehören auch Formen, die JACOBS (1963) am Mt. Genève aufnahm, zu *Ch. eisentrauti*.

2) Einzellaute entsprechen den Versen.

3) Stöße im Schmetterlaut entsprechen den Silben.

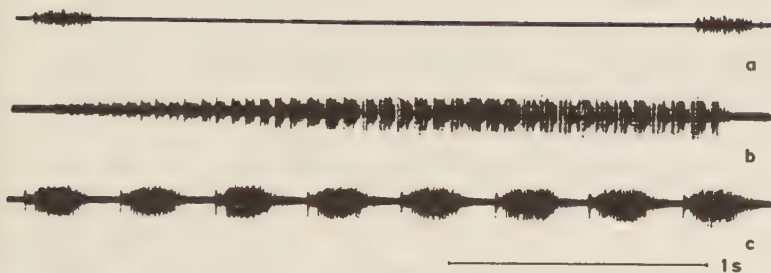


Abb. 3. Oszillogramme der Gesänge von a *Chorthippus brunneus* (von 6 Versen des Gesanges sind 2 abgebildet), b *Chorthippus biguttulus* (2. Vers eines Gesanges), c *Chorthippus mollis* (Ausschnitt eines Gesanges von ca. 11 s Dauer).

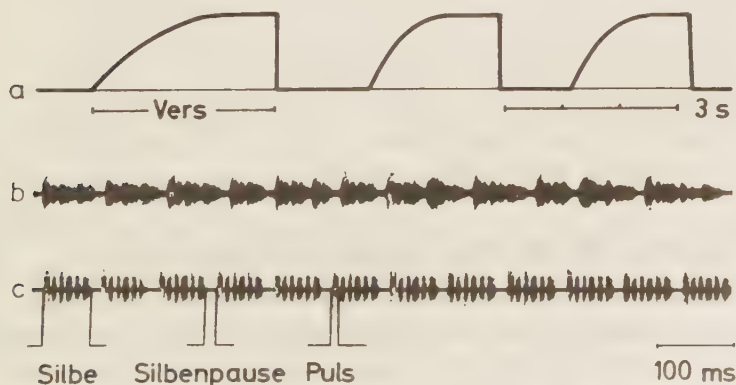


Abb. 4. Gesang von *Chorthippus biguttulus*; a schematische Darstellung der Verse eines Gesanges, b und c Ausschnitte von Versen, die bei gleicher Temperatur (32°C) aufgenommen und mit gleicher Geschwindigkeit (200 mm/s) gefilmt wurden; b stammt von einem intakten Männchen, c von einem Tier, das nur ein lauterzeugendes Bein besaß.

Das würde bedeuten, daß die Silbenlängen der Verse von Ch. eisentrauti im gleichen Bereich wie die von Ch. biguttulus liegen. Von einem Oszillogramm eines Werbesanges - allerdings einer Sonderform - (FABER 1957) berechnen sich für Ch. eisentrauti andererseits insgesamt längere Silbenwerte als für Ch. biguttulus und ein abweichendes Silben-Pausen-Verhältnis (10 : 1). Inwieweit die Feinstruktur des Gesanges von Ch. eisentrauti mit der von Ch. biguttulus übereinstimmt oder charakteristische Unterschiede aufweist, kann erst durch genaue Analysen der Gesänge beider Arten, möglichst vom gleichen Fundort, festgestellt werden.

Der Vergleich der Artgesänge ergibt, daß die Frequenzparameter (sowohl ein bestimmtes Frequenzspektrum als solches wie auch Frequenzmodulation) für das Erkennen unwesentlich sind. Es müßte also das zeitliche Muster der Intensitätswechsel von der Heuschrecke ausgewertet werden. Das nehmen bereits viele Autoren aufgrund von Verhaltensbeobachtungen und elektrophysiologischen Befunden an (PUMPHREY 1940, WEIH 1951, HASKELL 1956, LOHER 1957, WALKER 1958, AUTRUM 1963, DUMORTIER 1963, LEROY 1963).

Aus dem Vergleich der Gesänge der mir zugänglichen Arten ergeben sich jedoch noch keine Hinweise, welche dieser Parameter für Chorthippus die auslöse-wirksamsten sein könnten. Einige Anhaltspunkte lassen sich aus einer genaueren Analyse des Gesanges von Ch. biguttulus gewinnen.

3. Aufbau des Gesanges von Chorthippus biguttulus (L.)

Der Gesang von Ch. biguttulus ist bereits mehrfach beschrieben worden (FABER 1929, 1953, 1957, JACOBS 1953, LOHER 1957, PERDECK 1957). Ich übernehme die von JACOBS eingeführten Bezeichnungen.

Ein Gesang (Strophe, Lied, phrase) besteht aus 1 bis 6 Versen (notes). Ein Vers ist 2 bis 4 Sekunden lang, die Abstände zwischen den Versen sind etwas kürzer (Abb. 4a). Jeder Vers besteht aus etwa 20 bis 60 Silben (main pulses).

Die Silbenlänge liegt im Bereich von 45 bis 130 ms, die Länge der Pausen zwischen den Silben variiert zwischen 10 und 30 ms.

Jede Silbe besteht ihrerseits wieder aus 4 bis 8 Pulsen zwischen 5 und 15 ms Dauer. Die Abstände zwischen den Pulsen, die Pulspausen, betragen stets weniger als 5 ms (Abb. 4c). Bei vielen Versen ist besonders bei höheren Temperaturen der erste Puls einer Silbe oft stark betont; die Amplitude eines solchen Pulses kann fast die doppelte Höhe der übrigen Pulse erreichen.

Die klare Gliederung eines Verses in Silben und Pulse ist anhand von Aufnahmen normaler Männchen nur schwer zu erkennen, wird aber sofort deutlich auf den Oszillogrammen von Tieren, denen eines der lauterzeugenden Beine fehlte (Abb. 4 b, c). Während die Einteilung des Verses in Silben und Silbepausen bei unversehrten Männchen noch erkennbar bleibt, wird die Pulsstruktur der Silben stark verwischt, da vermutlich die Bewegung der beiden lauterzeugenden Beine nicht völlig synchron ist.

Der Gesang amputierter Männchen ist ebenso wirksam wie der von intakten Tieren (LOHER 1957). Man kann annehmen, daß beide Hinterbeine das gleiche Lautmuster erzeugen. Daher habe ich für die genauere Analyse nur Gesänge von Männchen verwendet, denen eines der lauterzeugenden Beine fehlte.

(a) Verslänge, Verszahl und Versabstand.

Der Aufbau des Gesanges bezüglich der Versparameter Länge, Zahl und Abstand wurde von PERDECK (1957) und JACOBS (1963) eingehend untersucht: Ein Gesang besteht aus 1 bis 5, meistens aus 3 Versen. Die Verse eines Gesanges haben unterschiedliche Dauer; gewöhnlich ist der erste Vers mit einer Länge zwischen 1.19 und 4.6 Sekunden länger als die folgenden (1.36 bis 2.47 Sekunden). Während des ersten Verses schwillt die Lautstärke stetig an. Die Abstände zwischen den Versen werden mit zunehmender Verszahl größer; anfangs beträgt der Abstand zweier Verse zwischen 0.72 und 2.29 Sekunden, der letzte Vers ist zwischen 1.45 und 3.45

Sekunden vom vorletzten getrennt.

In der Versstruktur ist der Gesang von *Ch. biguttulus* demnach recht variabel. Das würde bedeuten, daß die Parameter Verslänge, -zahl und -abstand beim Erkennen von untergeordneter Bedeutung sind.

(b) Innere Versstruktur (Silben und Pulse).

Zunächst scheint die innere Versstruktur (die Silbenpausen und die aus Pulsen aufgebauten Silben) ebenso zu variieren wie die Verslängen und die Versabstände. Die Silbenpausen liegen in einem Bereich von 10 bis 30 ms, die Silben zwischen 45 und 130 ms. Bei der genauen Analyse des Gesanges mehrerer Männchen von verschiedenen Fundorten ergab sich aber, daß es in der Feinstruktur des Gesanges weitgehend konstante Größen gibt.

(α) Silben und Silbenpausen. Für die untersuchten Tiere sind bei einer festen Temperatur die Histogramme der Pausenlängen stets eingipflig. Abb. 5 zeigt solche Histogramme von Männchen 5 bei verschiedenen Temperaturen. Dagegen können die Histogramme der Silbenlängen ein- oder mehrgipflig sein. Meist bleibt die Mehrgipfligkeit bei verschiedenen Temperaturen bestehen, sie kann aber bei Temperaturerhöhung auch in eine eingipflige Verteilung übergehen (Abb. 10). Bei Männchen 5 war das Histogramm der Silbenlängen sogar für alle Temperaturen eingipflig (Abb. 6). In diese Abbildung sind zusätzlich die zugehörigen Normalverteilungen eingezeichnet. Auch die Einzelverteilungen der mehrgipfligen Histogramme sind - wie in Abb. 6 - annähernd normal verteilt.

Daher wurde für jede Einzelverteilung Mittelwert und Streuung getrennt berechnet. Abb. 7 zeigt die Temperaturabhängigkeit der Silbenlängen. Die Mittelwerte aller Einzelverteilungen gruppieren sich zu drei gleichsinnig verlaufenden Kurven: Mit steigender Temperatur verkürzt sich die mittlere Silbenlänge in allen Silbenlängen-Gruppen.

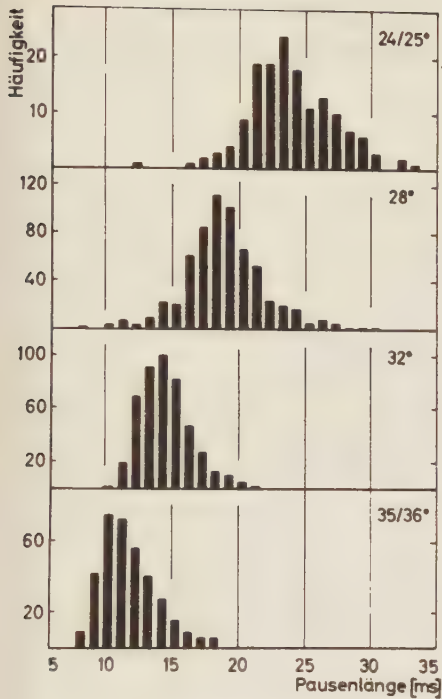


Abb. 5. Pausenhistogramme von Männchen 5 bei verschiedenen Temperaturen

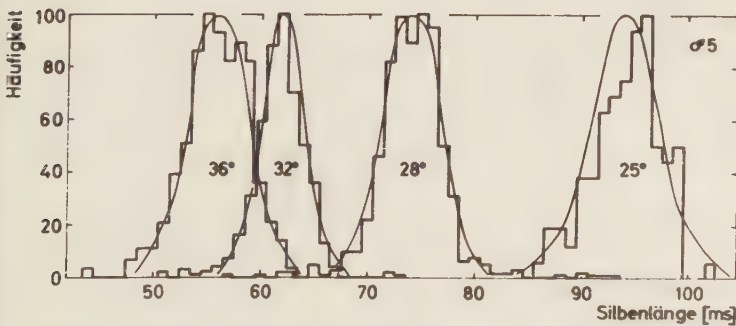


Abb. 6. Silbenhistogramme von Männchen 5 bei verschiedenen Temperaturen. Die Maxima der eingipfligen Verteilungen sind zum besseren Vergleich auf 100% normiert. Für jedes Histogramm ist die zugehörige Normalverteilung eingezeichnet.

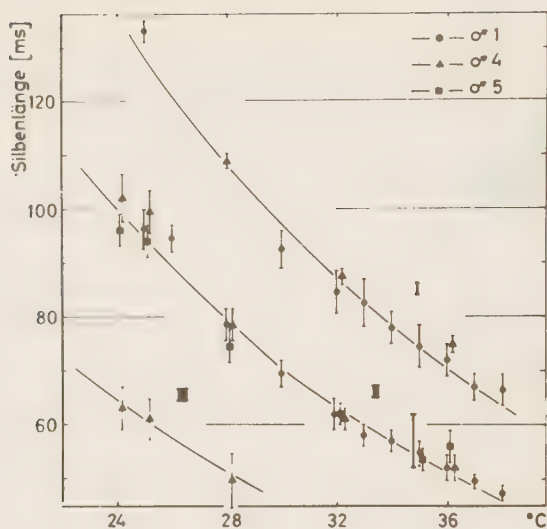


Abb. 7. Temperaturabhängigkeit der Silbenlängen. Die Punktescharen I, II und III entsprechen 8-, 6- und 4-pulsigen Silben. Zusätzlich ist bei 35°C eine von FERDECK (1957) gemessene Silbenlänge eingetragen.

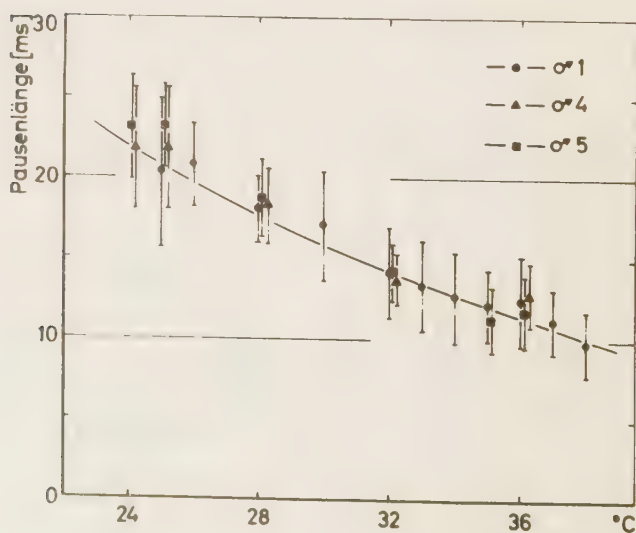


Abb. 8. Temperaturabhängigkeit der Pausenlängen.

Die Temperaturabhängigkeit der Silben des längsten Typs (Punkteschar I) läßt sich recht gut durch die Exponentialfunktion

$$s = 500 \cdot e^{-\frac{t}{18.4}}$$

Silbenlänge s in ms
Temperatur t in °C

beschreiben; sie besagt, daß sich bei gleichen Temperaturschritten der Silbenwert um einen konstanten Faktor ändert.

Da das Verhältnis übereinander liegender Punkte für jede Temperatur konstant ist, unterscheiden sich auch die Gleichungen für die drei Silben-Gruppen nur durch einen konstanten Faktor: Multipliziert man die für I bestimmte Funktion mit den Faktoren 0.75 bzw. 0.5, so ergeben sich die in Abb. 7 eingezeichneten Kurvenverläufe für die Punktescharen II und III. Das bedeutet, daß der Temperatureinfluß auf alle Silbenlängentypen gleich ist.

Wirkt die Temperatur in derselben Weise auch auf die Pausenlängen? In Abb. 8 sind die mittleren Pausenlängen als Funktion der Temperatur aufgetragen. Bei steigender Temperatur verkürzen sich die Pausendauern nach derselben Temperaturabhängigkeitsfunktion wie die Silbenlängen: Die mit dem Faktor 0.19 multiplizierte Temperaturkurve der Silbenlängen der Punkteschar I folgt dem Verlauf der gemessenen Werte recht gut. Daraus ist zu folgern, daß das Verhältnis von Silbe zu Pause im Temperaturbereich von 24 - 38°C konstant bleibt. In Abb. 9 sind die mittleren Pausenlängen über den zugehörigen Silbenlängen aufgetragen. Tatsächlich liegen die Meßwerte annähernd auf Nullpunktsgeraden: Die Steigungen der eingezeichneten Geraden sind die Mittelwerte der aus den einzelnen Meßwerten berechneten Steigungen.

(B) Unterteilung der Silbe in Pulse. Wie entstehen die Silbenlängen-Gruppen, deren Mittelwerte sich wie 2:3:4 verhalten? Es ist zu erwarten, daß verschiedene Anzahlen von Pulsen pro Silbe die Ursache dieser Varianten sind.

Auf Oszillogrammen der Gesänge amputierter Männchen

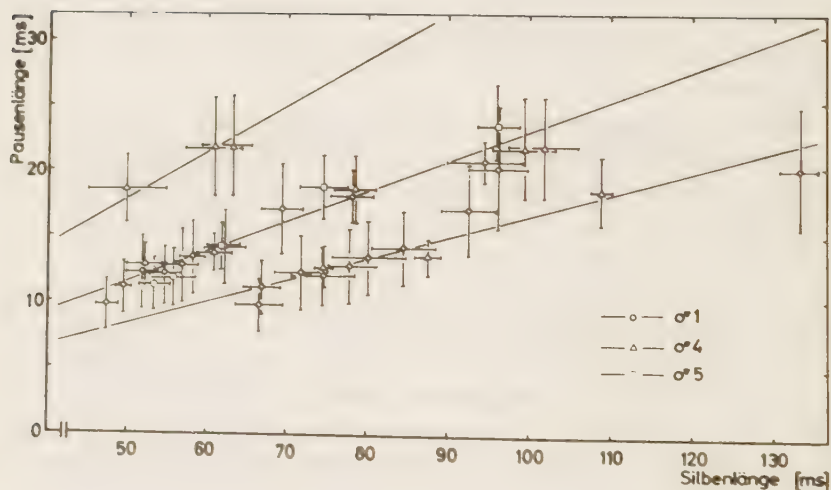


Abb. 9. Beziehung zwischen Pausenlängen und den drei Typen von Silbenlängen. Die 8-pulsigen Silben entsprechen der Geraden mit der geringsten Steigung. Jede dieser Nullpunktsgeraden repräsentiert annähernd das Silben-Pausen-Verhältnis bei verschiedenen Temperaturen. Männchen 1 (○) stammt aus Bayern, die Männchen 4 (Δ) und 5 (□) aus Südbaden.

kann man erkennen, daß die Pulszahl einer Silbe stets 4, 6 oder 8 beträgt, vielleicht gelegentlich auch mehr, wie aus einer Abbildung von FABER (1957) hervorzugehen scheint, die allerdings Verse eines Männchens mit beiden lauterzeugenden Beinen wiedergibt. Nur sehr selten ist die Anzahl der Pulse ungerade, und dies nur in der letzten Silbe eines Verses. (Das Auftreten gerader Pulszahlen in einer Silbe hängt ohne Zweifel mit dem bisher noch nicht vollständig bekannten Bewegungsmuster der Singbeine während des Gesanges zusammen. Vielleicht entsprechen einer winzigen Auf-Ab-Bewegung eines Hinterbeines je zwei Pulse einer Silbe, die deshalb inmitten des Gesanges nur gekoppelt auftreten können).

Die Mehrgipfligkeit der Silbenlängen-Histogramme wird damit sofort verständlich. Die Faktoren der Temperaturabhängigkeitskurven (Abb. 7 und 8) spiegeln ebenso wie die Steigungen der Silben-Pausenlängen-Verhältnisse (Abb. 9) die Einteilung der Silben in 4-, 6- und 8-Pulser wider.⁴⁾

Der prozentuale Anteil an 4-, 6- und 8-pulsigen Silben in einem Vers ist individuell verschieden. So enthalten die Verse von Männchen 5 bei allen Temperaturen nur Silben mit 6 Pulsen. - Die Abfolge von Silben mit verschiedenen Pulszahlen ist vermutlich zufällig.

Außerdem variiert der Anteil der 4-, 6- und 8-Pulser mit der Temperatur. In Abb. 10 sind für verschiedene Temperaturen die Histogramme der Silbenlängen von Männchen 4 eingetragen. Bei 24°C bestehen 66% der Silben aus 4 Pulsen und 34% aus 6 Pulsen. Mit steigender Temperatur wächst der Anteil an 6-Pulsern, und einzelne 8-Pulser treten auf: Bei 28°C sind nur noch 22.6% der Silben 4-pulsig, 76% sind 6-pulsig, und die restlichen 1.4% entfallen auf Silben mit 8 Pulsen. Bei 32°C gibt es keine 4-pulsigen Silben mehr.

Das zeigt, daß im Gesang ein bestimmter Bereich von Silbenlängen eingehalten wird. Eine Mindestlänge von ca. 45 ms wird nicht unterschritten, ebenso scheint eine maximale Silbenlänge von 130 ms nicht überschritten zu werden.

⁴⁾ Die Faktoren der Kurven aus Abb. 8 sind $1:0.75:0.5 = 8:6:4$, die Steigungen der Nullpunktsggeraden in Abb. 9 verhalten sich wie $0.17:0.23:0.35 \approx \frac{1}{8}:\frac{1}{6}:\frac{1}{4}$.

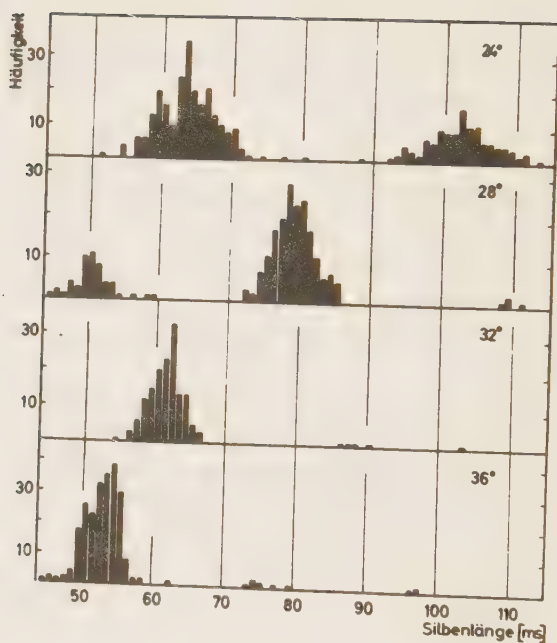


Abb. 10. Mehrgipflige Silbenhistogramme von Männchen 4 bei verschiedenen Temperaturen. Bei 28°C ist nur noch ein geringer Prozentsatz von 4-pulsigen Silben vorhanden, bei 32°C wurden nur noch 6-pulsige Silben gemessen.

Wenn bei 32°C die 4-Pulser nur noch etwa 40 ms lang wären, wird der Anteil an 6-Pulsern erhöht, Entsprechendes gilt für lange Silben bei niedrigen Temperaturen.

Leider liegt noch zu wenig Vergleichsmaterial von zahlreichen Männchen vor, doch ist die Vermutung naheliegend, daß die Variation der Pulszahl pro Silbe ein Weg ist, die für verschiedene Weibchen optimalen Silben-Pausen-Kombinationen innerhalb eines gewissen Bereiches zu variieren, diesen aber einzuhalten. Eine genauere Diskussion erfolgt im Anschluß an die Beschreibung des weiblichen Lautschemas.

(c) Vergleich verschiedener Populationen.

Wie aus Abb. 9 zu entnehmen, läßt sich als weiteres Ergebnis festhalten, daß Pausen- und Pulslänge (bei festen Temperaturen) sehr konstante Größen des Gesanges von *Ch. biguttulus* sind, die weder von Männchen zu Männchen noch zwischen den verschiedenen Populationen zu variieren scheinen. Männchen 1 stammt aus Bayern (Garten des Zoologischen Institutes in München), Männchen 4 und 5 stammen aus Südbaden (Trockengebiet bei Neuenburg/Rhein); schließlich habe ich noch einen Wert aus PERDECK (1957) für niederländische *Ch. biguttulus* eingetragen. PERDECKs Angabe von 52 bis 62 ms Silbendauer bei 35°C paßt gut in die Gruppe der 6-pulsigen Silben (Abb. 7). -- Zur Kontrolle dieser Hypothese sollten allerdings noch weitere Populationen der Art aus dem gesamten Verbreitungsgebiet untersucht werden.

Bezüglich der Parameter Verslänge und Verszahl hat JACOBS (1963) bereits umfangreiche Untersuchungen an 48 Populationen Mittel- und Westeuropas durchgeführt. Er findet vor allem, daß sich die Tiere aus Schleswig-Holstein und Jütland von südlichen Populationen durch einen kürzeren ersten Vers unterscheiden, während ostalpine Populationen relativ lange erste Verse singen.

4. Vergleich von Normal- und Werbewechselgesang

Das paarungsbereite Weibchen von *Ch. biguttulus* antwortet auf den Spontangesang eines Männchens mit einem eigenen, etwas leiseren Vers. Meistens reagiert das Männchen sofort mit einem weiteren Vers und bewegt sich in Richtung auf das singende Weibchen zu. Der entstehende Wechselgesang zwischen Männchen und Weibchen wird als "eigene spezifische Gesangsform" gedeutet (WEIH 1951): (1) Das Männchen singt nur noch einen Vers. (2) Beide Tiere alternieren mit einer Ausdauer, die beim Rivalengesang nicht zu beobachten ist. (3) Die Verse des Männchens sind kürzer als im Normalgesang und haben von Beginn an etwa gleiche Lautstärke.

In der inneren Struktur unterscheiden sich die Verse des Werbewechselgesanges jedoch nicht von denen des Normalgesanges. In folgender Tabelle sind die Mittelwerte und Streuungen von einzelnen Versen beider Gesangsformen zusammengestellt. (Streuung in Klammern).

°C	Normalgesang		Werbewechselgesang (Verse von Männchen)	
	Silbe [ms]	Pause [ms]	Silbe [ms]	Pause [ms]
28	74.8 (2.1)	19.6 (3.0)	72.3 (3.4)	18.8 (3.4)
	74.9 (2.4)	19.4 (2.1)	74.3 (1.4)	17.5 (2.4)
36	58.2 (2.2)	11.4 (1.6)	55.2 (3.1)	10.9 (1.8)
	60.1 (3.3)	11.8 (1.9)	55.9 (2.3)	12.3 (2.5)
	57.6 (2.0)	12.2 (1.5)	56.7 (1.5)	11.4 (1.8)
			55.7 (3.7)	12.5 (1.9)
			58.8 (5.0)	12.3 (2.9)

Der Werbewechselgesang dürfte also für das Weibchen keine andere Information enthalten als der Normalgesang. Die geringen Unterschiede bezüglich Länge und Zahl der Verse, Ausdauer und Lautstärke spiegeln eher einen etwas verschiedenen Grad der Erregung des singenden Männchens wider. (Für Männchen bedeutet die Antwort des Weibchens selbstverständlich eine andere Information: als der Gesang eines Männchens: es gibt kein Rivalisieren und keine Störungslaute (WEIH 1951)).

II. Experimente zum Lautschema von Chorthippus biguttulus (L.)

1. Auswahl der Reize, die als Lautattrappen dienen sollen.

Welche Parameter des Heuschreckengesanges sind nach den bisherigen Ergebnissen geeignet, die artspezifische Information zu enthalten?

Im folgenden soll die Auswahl der Reize diskutiert werden, die ich den Weibchen in Antwort-Experimenten geboten habe, wobei die Untersuchung des Männchengesanges die wichtigsten Kriterien liefert.

Um bestimmte Parameter unabhängig von anderen variieren zu können und die Einstellung aller Größen in der Hand zu haben, veränderte ich nicht den auf Tonband aufgenommenen Gesang, sondern arbeitete nur mit elektronisch hergestellten, völlig "synthetischen" Lautattrappen. Die physikalischen Parameter, die einen solchen akustischen Reiz charakterisieren, betreffen die Frequenz-Zusammensetzung und das Intensitätsmuster.

Außerdem lassen sie sich nach ihrer Bedeutung für die Reaktion des Weibchens einteilen: Neben Merkmalen, deren Variation keinen Einfluß auf die Wirksamkeit des Gesanges hat, gibt es Parameter, die notwendig in einem bestimmten, mehr oder weniger breiten Wertebereich geboten werden müssen, damit ein adäquater akustischer Reiz zustande kommt; sie sind aber für die Unterscheidung der arteigenen von fremden Gesängen nicht relevant. Als zweites gibt es die hier gesuchten Parameter, an denen die Heuschrecke den Artgenossen erkennt.

Die auszuwählenden Lautattrappen müssen demnach wirksame Werte aller notwendigen Parameter enthalten - und zwar für alle Reize konstant -, während die Parameter der zweiten Gruppe variiert werden sollen, um die optimal wirksamen Werte zu bestimmen.

Zu den notwendigen Merkmalen gehören die Frequenzparameter. Es wurde schon gesagt, daß sie für das Erkennen keine wesentliche Rolle spielen können, da das Frequenzspektrum individuell variabel und außerdem nicht artspezifisch ist.

(Neuere elektrophysiologische Untersuchungen an Orthopteren (KATSUKI & SUGA 1958, MICHELSEN 1966, 1968, ADAM 1967) ergaben zwar die Fähigkeit einer groben Frequenzunterscheidung, doch dürfte diese beim Erkennen des Artgesanges kaum bestimmend sein, da die Gesänge der verschiedenen Arten im gleichen Frequenzbereich liegen). Notwendigerweise muß der Gesang aber ein oder mehrere Frequenzbänder - vielleicht einer Mindestbreite und wohl auch einer bestimmten Lage zwischen 3 und 50 kHz - enthalten. Um sicher zu gehen, daß alle notwendigen Frequenzanteile in den Reizen enthalten sind, habe ich die Attrappen aus "weißem" Rauschen aufgebaut.⁵⁾

Ein weiteres notwendiges Kennzeichen der Heuschreckengesänge sind schnelle Wechsel der Intensität (BUSNEL 1956, BUSNEL, DUMORTIER & BUSNEL 1956). BUSNEL & LOHER (1961) haben gezeigt, daß *Ch. brunneus* akustische Reize von 10 kHz umso besser beantwortet, je steiler die Anstiegsflanken des Reizes sind. Wurde die maximale Intensität des Reizes innerhalb von 0.1 ms erreicht, reagierten die Männchen zu 70%, wurde das Maximum der Intensität erst nach 2 ms erreicht, antworteten die Tiere nur noch in 40% aller Fälle.⁶⁾ Auch die elektrophysiologischen Befunde von AUTRUM (1960) an *Tettigonia viridissima* sprechen für die Notwendigkeit schneller Intensitätswechsel: Je steiler die Anstiegsflanken eines akustischen Reizes sind, desto stärker ist die am Tympanalnerven festgestellte Erregung. Schnelle Intensitätswechsel können aber allein nicht ausreichen, den Gesang als Artgesang zu kennzeichnen, da sie in allen Heuschreckengesängen enthalten sind. Um diesen Parameter im optimal wirksamen Bereich zu bieten, habe ich das Rauschen mit Rechteckpulsen moduliert.

⁵⁾ Die Forderung nach einem genügend weiten Frequenzband konnte apparativ allerdings nur annähernd erfüllt werden.

⁶⁾ Leider geht aus den Ergebnissen die Gesamtdauer der Reize nicht hervor. Sie variierte zwischen 0.1 und 2 Sekunden. Der unterschiedliche Prozentsatz an Antworten könnte daher auch auf der unterschiedlichen Wirksamkeit verschieden langer Reize beruhen, zumal *Ch. brunneus* nach WEIH (1951) bevorzugt auf Attrappen zwischen 110 und 130 ms Dauer anspricht.

Die Analyse des Männchengesanges ließ vermuten, daß die wesentliche Information im zeitlichen Muster der Intensitätswechsel enthalten sein muß. Dieses zeitliche Muster ist für den Gesang von *Ch. biguttulus* durch Angabe der Parameter Pulslänge, Pulsabstand, Silbenlänge, Silbenabstand, Verslänge, Versabstand und Verszahl vollständig beschrieben. Welche dieser Merkmale bewertet das Heuschreckenweibchen am höchsten?

(1) Die verschiedenen Versparameter dürften kaum eine Bedeutung für das Weibchen haben. Sie sind geographisch und individuell variabel. Ferner antworten aktiv paarungsbereite Weibchen in den meisten Fällen bereits nach dem ersten Vers (vgl. Abb. 13): Versabstand und Verszahl werden also nicht beachtet. Gelegentlich beginnt ein Weibchen schon mit der Antwort, während das Männchen noch singt. Daraus ist zu schließen, daß auch die Verslänge keine entscheidende Information enthalten dürfte. Allerdings muß der Vers eine Mindestlänge haben, und das könnte durchaus ein Merkmal sein, das zur Artunterscheidung - vor allem gegenüber dem kurzen Vers von *Ch. brunneus* und vielleicht auch von *Ch. eisentrauti* - beiträgt. Diese Mindestlänge muß im Antwort-Experiment eingehalten werden.

(2) Ebenso unwahrscheinlich ist, daß die Pulsparameter eine wesentliche Rolle spielen, denn in Oszillogrammen von unversehrten Männchen ist das Pulsmuster meist nicht erkennbar. Es ist also anzunehmen, daß die Weibchen die Pulsstruktur im Gesang eines solchen Männchens möglicherweise gar nicht wahrnehmen können.

(3) Es bleibt als gut erkennbares Merkmal die Silben- und Silbenpausen-Struktur. Die Wirksamkeit dieser beiden verbleibenden Parameter soll im folgenden untersucht werden. Die aus getastetem Rauschen aufgebauten Reize werden durch zwei freie, unabhängig variierbare Parameter bestimmt: durch die Silbenlänge s (Länge der Rauschphasen) und durch die Länge p der dazwischen liegenden Pausen. Diese beiden Größen bleiben während der Dauer eines Reizes stets konstant. Ebenso werden Verslänge, -abstand und -anzahl für eine Versuchsreihe einmal vorgegeben und für alle Versuche beibehalten.

2. Reizapparatur

Das getastete weiße Rauschen wird wie folgt hergestellt (Abb. 11): Die Pulse eines Pulsgenerators (Pulsfrequenz von 4 bis 200/s) triggern ein Monoflop mit einstellbarer Totzeit (10 bis 300 ms). Am Ausgang des Monoflop entstehen somit Rechteckpulse variierbarer Länge; die Abstände der Rechteckpulse werden durch die Pulsfrequenz festgelegt. Das Monoflop ist auf den einen Eingang eines UND-Gatters geschaltet; in den anderen wird weißes Rauschen (30 bis 20000 Hz) eingegeben. Aufgrund der multiplikativen Arbeitsweise des Monoflop kann man am Ausgang des Gatters getastetes Rauschen abgreifen. Dieses wird verstärkt und über einen Hochtonlautsprecher mit stets gleicher Lautstärke abgestrahlt, außerdem wird es zum genauen Einstellen von s und p auf dem Oszillographen abgebildet.

Da je nach Art der Tastung des Rauschens bestimmte niedere Frequenzen verstärkt werden, darf man streng genommen nicht mehr von weißem Rauschen sprechen. Da aber der Hochtonlautsprecher erst für Frequenzen über 2 kHz durchlässig ist, kann man ein einigermaßen konstantes Frequenzspektrum für die verschiedenen Reize annehmen. Die Forderung nach einem genügend breiten Frequenzband war allerdings nur ungenügend erfüllt: Nach Spektrogrammen des Ch. biguttulus-Gesanges hätte es bis zu 50 kHz reichen sollen, das vom Lautsprecher abgestrahlte Spektrum enthielt aber Frequenzen nur bis etwa 17 kHz.

Auf Oszillogrammen von künstlichen Lautattrappen, die zur Kontrolle angefertigt wurden, zeigte sich, daß die auf dem Oszillographen eingestellten Silben- und Pausenlängen korrigiert werden mußten, denn durch das Nachschwingen der Lautsprechermembran bedingt, wurden alle Silben um 2 ms länger, die Pausen um 2 ms verkürzt.

Verlänge und Versabstand wurden von Hand mit einer Stoppuhr bestimmt.

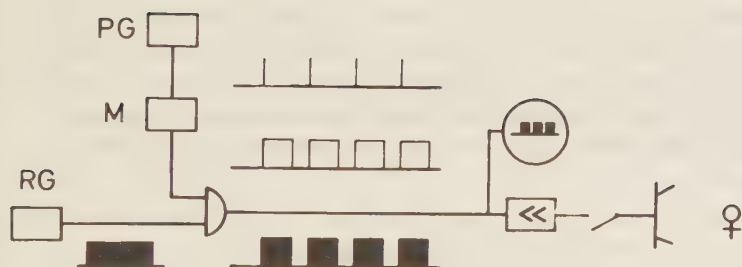


Abb. 11. Schema zur Erzeugung der Lautattrappen aus getastetem Rauschen.
M Monoflon, PG Puls generator, RG Rausch generator.

3. Motivation

Die Antwort-Reaktion des Weibchens wird nicht nur von der Wirksamkeit der Lautattrappe, sondern auch von der Stimmung des Versuchstieres bestimmt. Soll die Antworthäufigkeit, etwa der Prozentsatz positiver Reaktionen, ein Maß für die Güte des Reizes darstellen, dann muß für die Stimmungskomponente entweder bei allen Messungen ein konstantes Niveau beibehalten oder der Stimmungseinfluß durch eine große Anzahl von Messungen ausgeglichen werden. Deshalb ist ein geeignetes Testprogramm von besonderer Wichtigkeit.

Im folgenden wird zunächst das Verhalten der Heuschrecke während der Versuche beschrieben, anschließend werden die meßmethodischen Konsequenzen besprochen.

Das Heuschreckenweibchen beantwortet gleiche Lautattrappen, die ihm zu verschiedenen Zeiten geboten werden, keineswegs immer zu gleichem Prozentsatz; dieser schwankt sogar beim wirksamsten Reiz, dem Gesang eines leibhaftigen Männchens der eigenen Art, zwischen 0 und 100% Antwort. Diese unterschiedliche Reaktion auf gleiche Attrappen ist eine Folge (a) endogener Vorgänge und (b) der Wirkung vorher gebotener Tests.

(a) Die Antwortbereitschaft ist streng mit dem Eiablagezyklus korreliert. Bei Zimmertemperatur gehalten legen die Weibchen von *Ch. biguttulus* etwa alle zwei bis drei Tage eine Oothek in feuchten Sand oder in ein geeignetes Ersatzsubstrat ab. In Abb. 12 ist der Prozentsatz positiver Antworten von virginellen Weibchen auf drei verschiedene Reize (eine künstliche Attrappe, eine Tonbandschleife mit *biguttulus*-Gesang und Gesang eines Männchens, das sich im gleichen Testkasten befand) zum gemessenen Zeitpunkt vor und nach der Eiablage eingetragen. Die durchgezogenen Linien verbinden zusammengehörige, nacheinander gewonnene Meßwerte an jeweils einem Tag. Ein bis drei Stunden vor der Eiablage sinkt die Antwortbereitschaft gewöhnlich auf 0% Reaktion. Männchen, die während dieser Zeit eine Paarung versuchen, werden heftig

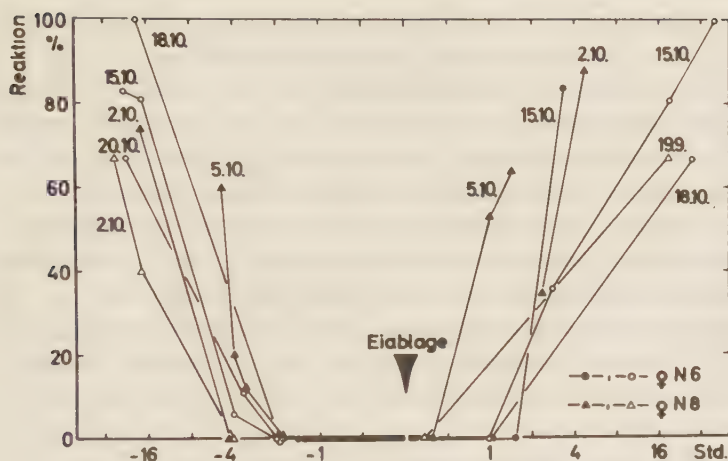


Abb. 12. Antwortbereitschaft in Abhängigkeit von der Eiablage. Die Meßwerte vor und nach je einer Eiablage sind untereinander verbunden. $\blacktriangle$, $\bullet$ Antwort von Weibchen N 6 ($\bullet$) und N 8 ($\blacktriangle$) auf den Gesang eines Männchens, das sich im Testkasten befand; $\triangle$ Antwort von Weibchen N 8 auf die Lautattrappe s42/p18; $\circ$ Antwort von Weibchen N 6 auf eine Tonbandschleife mit Gesang von *Ch. biguttulus*.

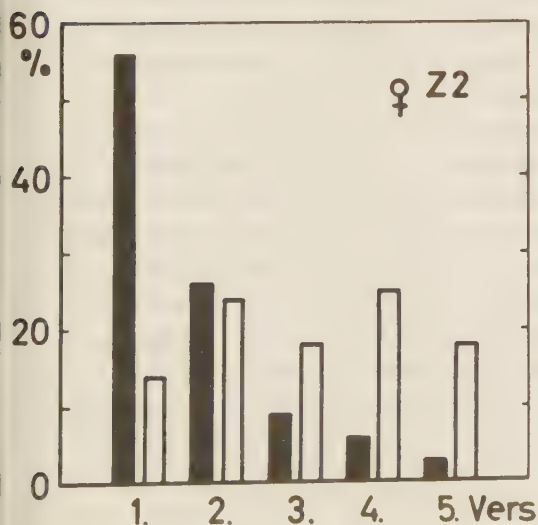


Abb. 13. Prozentsätze der erstmaligen Antworten von Weibchen Z 2 in Abhängigkeit der vorgespielten Verszahl. Schwarze Säulen: Antwort-Prozentsatz auf Attrappen, die i. allg. häufig beantwortet wurden; helle Säulen: Antwort-Prozentsatz auf wenig wirksame Attrappen (insgesamt unter 30% Reaktion).

abgewehrt. Einige Zeit nach der Eiablage (20 bis 60 Minuten) antworten die Weibchen wieder auf Männchengesang.

Bei manchen jungen Weibchen sinkt die Antwortbereitschaft erst unmittelbar vor der Eiablage ab (z.B. stellte Weibchen N O erst 10 Minuten vor dem Ablegen das Antworten ein). Eine ähnliche Beobachtung berichtet HASKELL (1958): Bei 5 von 14 Weibchen von *Ch. longicornis* beobachtete er kein Absinken der Antwortbereitschaft vor der ersten Eiablage. (Allerdings wurde jedes Weibchen täglich nur einmal getestet, so daß die kurze Abwehrphase unmittelbar vor und nach der Eiablage bei einem Teil dieser Weibchen vielleicht nicht erfaßt wurde).

Auch RENNER (1952) stellte bei *Euthystira brachyptera* ein Absinken der Antwortbereitschaft wenige Stunden vor der Eiablage fest. Er verglich die Paarungsbereitschaft von Weibchen, die er nie kopulieren ließ, mit der von Weibchen, die begattet wurden, wenn immer sie es zuließen. Die virginellen Weibchen zeigten nur unmittelbar vor und nach der Eiablage Ablehnung, waren aber sonst aktiv paarungsbereit, d.h. sie antworteten auf Männchengesang. Dagegen verhielten sich die begatteten Weibchen passiv; sie reagierten zwar nicht auf die Verse eines Männchens, ließen aber eine Paarung zu. Erst nach 4 bis 5 Eiablagen wurden diese Weibchen wieder aktiv, wenn inzwischen keine Kopula stattgefunden hatte. Auch die Weibchen von *Ch. brunneus* antworten nach einer Paarung nicht mehr auf Männchengesang, sie lassen nicht einmal mehr eine weitere Paarung zu, sondern wehren alle Männchen heftig ab (HASKELL 1958).

Die aktive Antwortbereitschaft der Weibchen wird demnach von (mindestens) zwei unabhängigen, sich überlagernden Mechanismen bestimmt: (1) vom Ovarialzyklus und allen damit verbundenen hormonalen Veränderungen. Im Zeitraum der Eiablage wehren die Weibchen ab. (2) Vom Vorhandensein einer Spermatophore im Ductus receptaculi seminis. Nach einer Paarung erlischt die aktive Bereitschaft bei *Ch. brunneus* zu abwehrendem, bei *Euthystira brachyptera* zu passivem Verhalten, was RENNER auf das Vorhandensein einer Spermatophore zurückführt.

Die Kenntnis der mit dem Eiablagezyklus und den Paarungen korrelierten Stimmungsschwankungen genügt aber nicht, die Antwortbereitschaft für jeden Zeitpunkt vorauszusagen, denn diese langsamen, periodischen Schwankungen sind zusätzlich von kurzfristigen ("spontanen") Stimmungsänderungen überlagert. Diese sind kaum voraussagbar. (Den möglichen Einfluß tageszeitlich bedingter Schwankungen habe ich zwar nicht untersucht, konnte aber auch keine Hinweise dafür finden).

(b) Effekte, die während der Versuchsreihe auftreten.

Ermüdung. Testet man ein Weibchen ununterbrochen über einen längeren Zeitraum, so ist die Gesamtaktivität zu Beginn der Testreihe höher als gegen Ende. Es ist also im Laufe des Versuches eine Ermüdung festzustellen, die individuell verschieden schnell eintritt. Manche Weibchen reagieren ausdauernd über mehrere Stunden, andere antworten zwar zu Beginn der Testserie ebenso heftig wie diese, erlahmen dann aber bereits nach 30 bis 45 Minuten und antworten gar nicht mehr oder nur noch unregelmäßig. Biologisch ist diese schnelle Ermüdung wohl ohne Belang: Im Normalfall setzt sich ein Männchen sofort in Richtung auf ein singendes Weibchen in Bewegung und hat es nach wenigen Minuten gefunden. Umso erstaunlicher ist die Ausdauer mancher Weibchen im Antworten über mehr als zwei bis drei Stunden pausenlosen Testens.

Ein ähnliches Verhalten hat HASKELL (1958) bei *Ch. brunneus* festgestellt. Paarungsbereite Weibchen reagierten sehr heftig auf singende Männchen, die in einem kleinen Drahtkäfig von ihnen isoliert waren. "After some time" antworteten sie nur noch gelegentlich auf die immer noch fleißig singenden Männchen. Schließlich erfolgte keine Reaktion mehr, die Paarung wurde jedoch zugelassen.

Erregung. Eine einmalig gegebene wirksame Silben-Pausen-Kombination kann ein Weibchen so stark anregen, daß es nicht nur einmal auf diese Kombination antwortet, sondern noch einige Male in unregelmäßigen Abständen singt. Als Maß für die Erregung könnte man die durchschnittliche Zahl der Antworten werten, die ein Weibchen hintereinander auf die wiederum "antwortende" Attrappe gibt. Auch hier findet man große individuelle Unterschiede.

4. Test und Testprogramm

Für die Versuche verwendete ich nur virginelle Weibchen.⁷⁾ Damit war die lange Abwehrphase nach einer Paarung ausgeschaltet und ein relativ gleichbleibendes Bereitschaftsniveau nur kurzfristig durch die Eiablagen unterbrochen. Nach MÜLLER (1965) hätte man durch Allatektomie vielleicht auch bei *Ch. biguttulus* die durch die Eiablagen bedingten kurzen Abwehrphasen ausschalten können. Da ich aber nur mit ausdauernd antwortenden Weibchen arbeitete, wäre bei der hohen Sterblichkeitsrate nach dem Eingriff die Wahrscheinlichkeit, ein ausdauernd antwortendes und langlebiges Tier zu finden, sehr gering geworden. Deshalb zog ich es vor, nur völlig intakte Weibchen zu testen.

Jedes Weibchen wurde einzeln getestet, um eine gegenseitige Beeinflussung mehrerer Tiere zu verhindern.

Wie muß nun ein Testprogramm beschaffen sein, das die beschriebenen Effekte, die während der Versuchsreihen auftreten, möglichst ausgleicht, andererseits aber auch viele Daten pro Zeiteinheit erbringt?

In Vorversuchen wurde festgestellt, in welcher Weise die Antworthäufigkeit von der Anzahl der vorausgegangenen Verse abhängt. Dazu wurden einem Weibchen die Silben-Pausen-Kombinationen einer Meßreihe jeweils fünfmal hintereinander vorgespielt und notiert, nach dem wievielten Vers die erste Antwort erfolgte. Wenn das Weibchen überhaupt antwortete, dann reagierte es auf eine "gute" (= häufig beantwortete) Kombination in 56% aller Fälle bereits nach dem ersten Vers. Der Zuwachs an Antworten auf gute Silben-Pausen-Kombinationen wird mit steigender Verszahl geringer (schwarze Säulen in Abb. 13). Dagegen sind die Prozentsätze der viel selteneren Antworten auf wenig wirksame Kombinationen (helle Säulen) kaum abhängig von der Anzahl der bereits vorgespielten Verse.

⁷⁾ Die Weibchen wurden im letzten Larvenstadium gefangen und in heizbaren Zuchtkästen (ca. 50 x 50 x 30 cm) gehalten. Bei etwa 27°C lebten die Tiere ungefähr zwei Monate lang. Nach der Adulthäutung wurde jedes Weibchen mit einem Farbtupfen markiert.

Die Wahrscheinlichkeit, daß nach einem vierten Vers erstmalig geantwortet wird, ist also für eine wirksame Attrappe relativ geringer als für eine weniger wirksame. Daher sollte die Zahl der vorgespielten Verse, nach denen eine positive oder negative Reaktion protokolliert wird, nicht zu hoch gewählt werden, andererseits auch nicht zu gering sein, da bei ermüdeten Weibchen oft zwei bis drei Verse notwendig sind, um eine Antwort auszulösen. Deshalb habe ich für die Versuchsreihen drei Verse gewählt. Damit läßt sich ein Test folgendermaßen definieren:

Ein Test besteht - in Anpassung an den natürlichen Gesang - aus drei künstlichen Versen von je 2 (bei einigen Serien auch 3) Sekunden Dauer. Der Abstand zwischen den Versen beträgt 3 Sekunden. Reagierte das Weibchen auf keinen dieser drei Verse, so wurde der Test als negativ bewertet. Antwortete es, so gab ich einen neuen Vers; auf jede Antwort des Versuchstieres spielte ich einen weiteren Vers, bis es seinerseits das Wechselsingen unterbrach. Stets war also der erste (nach dem dritten) nicht mehr beantwortete Vers der letzte des Tests. Auf diese Weise war nicht zu befürchten, daß der Erregungseffekt den folgenden Test beeinflusste.

Der zeitliche Abstand der Tests sollte im Interesse der Datengewinnung möglichst klein sein. Er darf aber nicht zu kurz gewählt werden, um die erwähnten Nachwirkungen eines Reizes erst abklingen zu lassen. Ich habe als Abstand zwischen zwei Tests 60 (nach negativen Reaktionen gelegentlich 45) Sekunden gewählt. Dieser Abstand ist in einem bestimmten Rahmen willkürlich wählbar, wichtig ist nur, daß er möglichst genau eingehalten wird, damit die Ausgangsbedingungen für alle Attrappen gleich bleiben.

Die Reihenfolge der verschiedenen Silben-Pausen-Kombinationen wurde vor Versuchsbeginn festgelegt. Sie war möglichst so gewählt, daß die Gesamtaktivität des Versuchstieres über einen längeren Zeitabschnitt etwa konstant bleiben konnte. So wurden lange Folgen unwirksamer Tests und damit Erregungsstauung vermieden, ebenso lange Folgen

wirksamer Attrappen und damit Ermüdungserscheinungen vermindert. Die dennoch unvermeidbare Ermüdung während langer Testreihen sollte möglichst gleichmäßig in die Reaktion auf die verschiedenen Reize eingehen. Daher wechselte ich häufig die Silben-Pausen-Kombination: jede wurde entweder 2-, 3-, 4- oder 6-mal hintereinander gegeben, dann folgte eine neue Kombination. Diese Programme wurden - abgesehen von kurzen Pausen, in denen das Weibchen sich putzte oder zu fressen begann - ohne Unterbrechung durchgeführt und dauerten bis zu 4 Stunden.

Da ein gewisser Einfluß der vorangegangenen Tests auf die folgenden nicht gleichartig bei dieser Reihenfolge ist, testete ich in mehreren Versuchsreihen wie folgt: Der gleiche Test wurde 12-mal hintereinander geboten und erst nach einer Pause von mindestens 10 Minuten folgte eine neue Silben-Pausen-Kombination wiederum 12-mal. Auf diese Weise war für jede Kombination die gleiche Ausgangsbedingung gegeben. Die Nachteile dieser Methode liegen auf der Hand; kurzfristige Schwankungen in der Antwortbereitschaft wirken für einen Meßpunkt bei allen Entscheidungen jeweils in der gleichen Richtung. Um diesen Effekt auszugleichen, wären für jeden Meßpunkt mehrere solcher Meßreihen von je 12 Tests notwendig.

5. Ergebnisse

Einführend soll als Beispiel (Abb. 14) eine Meßreihe ($s_{62/p_{var}}$), in der bei vorgegebener Silbenlänge (62 ms) die Pausenlängen variiert wurden, besprochen werden. Diese Antwortkurve vom 14.9.69 stammt von Weibchen N 8, das am 30.8. frisch adult gehäutet gefangen wurde und dessen Antwortbereitschaft - abgesehen von den Abwehrphasen vor und nach den Eiablagen - über mehrere Wochen anhielt.

Aus Abb. 14 geht hervor, daß die verschiedenen Silben-Pausen-Kombinationen unterschiedlich hoch beantwortet wurden: auf die Kombination $s_{62/p_{18}}$ reagierte das Weibchen in 80% aller Fälle, auf $s_{62/p_{28}}$ dagegen nur noch zu 21%. Jedem Meßpunkt liegen zwischen 14 und 30 Tests zugrunde; insgesamt wurden dem Weibchen innerhalb von 3 1/2 Stunden 147 Tests geboten. Das ist eine relativ geringe Anzahl, und man muß daher mit einer hohen Streuung rechnen; immerhin zeigen alle Meßkurven etwa den gleichen Verlauf wie in Abb. 14.

Die Messungen für jede Antwortkurve wurden zwei- bis viermal an verschiedenen Tagen vorgenommen. Den daraus gemittelten Reaktions-Prozentsätzen liegen damit jeweils etwa 40 bis 120 Tests pro Meßpunkt zugrunde.

Aus Abb. 14 ist ferner ersichtlich, daß es genügte, die Pausenlängen in Schritten von 5 und 10 ms bis etwa 70 ms zu variieren; für längere Pausen ergab sich bei keiner der vorgegebenen Silbenlängen ein nennenswerter Reaktions-Prozentsatz. Ebenso waren alle Lautattrappen mit der Pausenlänge 0 ms, also weißes Rauschen in der Länge eines Verses, unwirksam. Für die Silbenlängen war der Bereich, in dem noch Antworten erfolgten, mit 20 bis 150 ms wesentlich größer.

Gewöhnlich wurde die "beste" Silben-Pausen-Kombination einer Meßreihe zwischen 70 und 100% beantwortet. Damit war der Prozentsatz positiver Reaktionen fast ebenso hoch wie der auf Gesang eines Männchens (80 bis 100%). Das bedeutet jedoch nicht, daß diese häufig beantworteten Kombinationen auch ebenso wirksam sind. Das wird deutlich kurz vor der Eiablage, wenn die Stimmung des Weibchens schon weitgehend abgesunken

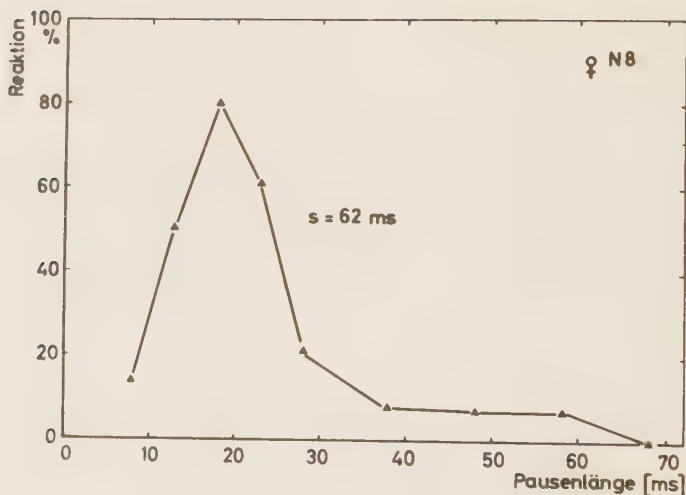


Abb. 14. Antworten von Weibchen N 8 auf eine Meßreihe mit konstanter Silbenlänge ($s = 62 \text{ ms}$) und variiertter Pausenlänge.

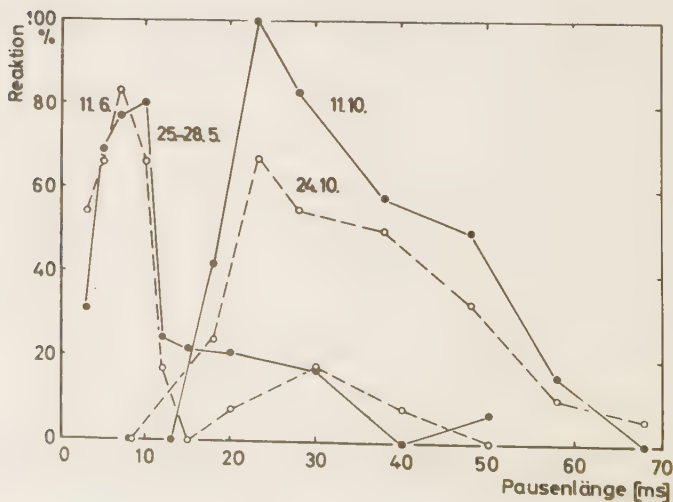


Abb. 15. Konstanz des Lautschemas.
 11.10. und 24.10.: Antwort von Weibchen N 6 auf die Meßreihe s_{82}/p_{var} ; 25.-28.5. und 11.6.: Antwort von Weibchen Z 2 auf die Meßreihe s_{40}/p_{var} .

ist: Während es die Tests schon nicht mehr beachtet, reagiert es noch gut (ca. 50%) auf ein singendes Männchen, das sich mit ihm im gleichen Kasten befindet. (Über Einfluß optischer und olfaktorischer Auslöser s. Diskussion).

Die scheinbar gleiche Wirksamkeit von Männchengesang und verschiedenen Silben-Pausen-Kombinationen bei aktiver Paarungsstimmung ist durch die Methode der Auswertung bedingt: Ein Antwortniveau von 100% kann nicht überschritten werden; der Prozentsatz positiver Reaktionen (angetragen gegen "Wirksamkeit" des Reizes) ist daher nicht linear, sondern geht allmählich in Sättigung über.

An welchen Parametern erkennt nun die Heuschrecke den Artgenossen? Folgende einfache Fälle könnten vorliegen: Das Weibchen reagiert auf eine bestimmte Silben- und/oder Pausenlänge. Die Silbenrate, also eine konstante Summe von Silbe und Pause, ist maßgebend. Die Heuschrecke wertet ein bestimmtes Silben-Pausen-Verhältnis?

Um diese Fragen zu beantworten, sind mehrere Meßreihen notwendig; man muß dazu die Reaktion auf alle Kombinationen, die in einer aufgespannten Silben-Pausen-Fläche enthalten sind, ungefähr abschätzen können.

Dazu wurden an zwei Tieren⁸⁾ jeweils folgende Meßreihen durchgeführt:

$s_{\text{konst}}/p_{\text{var}}$ (für $s = 22, 42, 62, 82, 112 \text{ ms}$) und
ein bis drei Meßreihen mit

$s_{\text{var}}/p_{\text{konst}}$ (für $p = 18, (13, 28) \text{ ms}$).

Diese Meßreihen erlauben, das Lautschema über der Silben-Pausen-Fläche ungefähr abzutasten. Die Lebensdauer der Tiere erlaubte keine weiteren Meßreihen.

⁸⁾ Es ist wichtig, daß die verschiedenen Antwortkurven für die spätere Konstruktion des Lautschemas jeweils von einem Weibchen stammen. Die individuelle Streuung der Lage der Reaktionsmaxima verschiedener Meßkurven würde erst durch Messungen an vielen Tieren ausgeglichen werden können. Ein Vergleich bezüglich der absoluten Antworthöhe aber wäre - wegen der individuell sehr unterschiedlichen Antwortbereitschaft - nicht ohne weiteres möglich.

Konstanz des Lautschemas. Voraussetzung für den Vergleich von Meßreihen, die an verschiedenen Tagen (oftmals über einige Wochen auseinander liegend) gewonnen wurden, ist die Konstanz des Lautschemas. Das bedeutet, daß sich vor allem der Gipfel der Antwortkurve mit zunehmendem Alter des Tieres nicht verschiebt, daß also stets die gleiche Kombination einer Reaktionskurve maximal beantwortet wird. Abb. 15 enthält 4 Antwortkurven s_{82}/p_{var} und s_{42}/p_{var} . Die sich jeweils entsprechenden Meßreihen liegen beide etwa zwei Wochen auseinander. Wenn auch der prozentuale Anteil an positiven Antworten nicht für alle Punkte gleichmäßig zu- oder abnimmt, so liegen doch die Maxima ungefähr über der gleichen Pausenlänge. Man darf also annehmen, daß das Lautschema zumindest näherungsweise konstant bleibt.

Vergleich der Reaktionsmaxima bezüglich ihrer Lage. Die Antwortkurven lassen sich bezüglich der Lage der Reaktionsmaxima und bezüglich der Antworthöhe vergleichen. Die erste Betrachtungsweise ist einfach, da die Lage des Reaktionsmaximums stimmungsunabhängig ist, die zweite jedoch ziemlich schwierig, da die jeweilige Stimmung des Tieres berücksichtigt werden muß und man nur Kurven vergleichen kann, die entweder bei gleicher Stimmung gemessen sind oder auf ein festes Stimmungsniveau normiert wurden.

Zunächst soll nur die Lage der Reaktionsmaxima zueinander verglichen werden. Alle gemessenen Reaktionskurven können daher auf ihren Maximalwert normiert werden.

Abb. 16 und 17 zeigen die gemittelten, normierten Meßreihen für Weibchen N 6 und N 8. Bei ersterem ist für längere Silben eine Verschiebung des Maximums nach längeren Pausen hin deutlich zu erkennen; das andere Weibchen zeigt diesen Effekt nicht so ausgeprägt, doch ist der gleiche Trend vorhanden.⁹⁾

Anhand einer Einzelkurve kann man bereits ausschließen, daß die Heuschrecke auf eine bestimmte Silbenlänge anspricht,

⁹⁾ Die übereinander liegenden Maxima für verschiedene Antwortkurven in Abb. 17 lassen sich wohl durch zu weit gewählte Abstände der gemessenen Pausenlängen erklären.

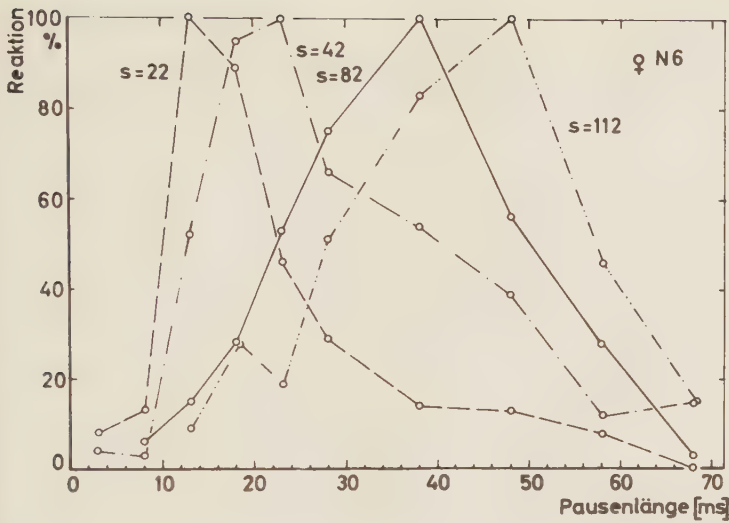


Abb. 16. Antwortkurven von Weibchen N 6 bei verschiedenen konstanten Silbenlängen. Zum besseren Vergleich ist das Maximum jeder Kurve auf 100 % normiert.

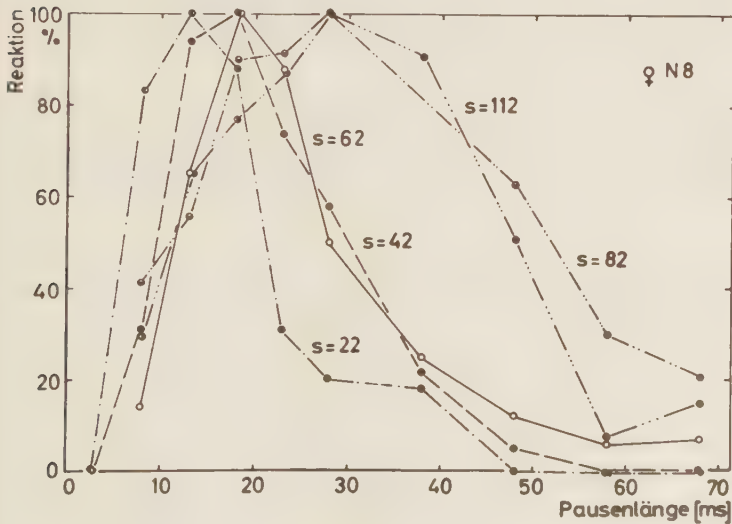


Abb. 17. Antwortkurven von Weibchen N 8 bei verschiedenen vorgegebenen Silbenlängen. Zum besseren Vergleich ist das Maximum jeder Kurve auf 100 % normiert.

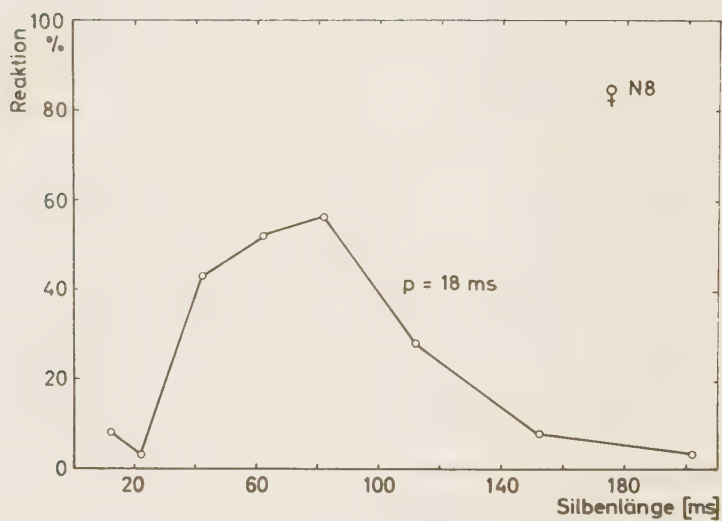


Abb. 18. Antwort von Weibchen N 8 auf eine Meßreihe mit vorgegebener Pausenlänge ($p = 18$ ms) und variiertter Silbenlänge.

andernfalls müßte die Antwortkurve abszissenparallel verlaufen. Auch eine bestimmte konstante Pausenlänge ist nicht das Erkennungskriterium; das zeigt sich bei Weibchen N 6 besonders deutlich: für s_{22}/p_{var} liegt das Maximum bei 13 ms, für s_{82}/p_{var} dagegen bei 38 ms.

Aufgrund der Ergebnisse von Weibchen N 8 könnte man annehmen, daß es unabhängig von der Silbenlänge eine optimal wirksame konstante Pausenlänge zwischen 13 und 28 ms gibt und die Antworten in diesem Bereich Streuwerte seien. Aus Abb. 18 ist aber zu ersehen, daß die bevorzugte Pausenlänge nicht unabhängig von der Silbenlänge ist: die Kombination s_{22}/p_{18} wird in der gleichen Meßreihe weniger beantwortet als die Kombination s_{82}/p_{18} .

Auch die in der Literatur geäußerte Vermutung, die Heuschrecken reagierten auf eine bestimmte Puls- oder chirp-Rate, trifft für *Ch. biguttulus* nicht zu; denn dann müßten alle Kombinationen, für die die Summe von s und p einen bestimmten Wert annimmt, gleich häufig beantwortet werden, also z.B. s_{60}/p_{20} ebenso oft wie s_{20}/p_{60} . Das ist nicht der Fall.

Das Weibchen berücksichtigt beide Parameter: zu verschiedenen Silbenlängen gibt es je eine optimal wirksame Pausenlänge. In Abb. 19 ist für beide geprüften Weibchen über jeder getesteten Silbenlänge die Pausenlänge angetragen, auf die das Versuchstier am besten ansprach, also die Reaktionsmaxima der Antwortkurven aus den Abb. 16 und 17. Im Bereich $22 \leq s \leq 112$ ms liegen die Maxima der Antwortkurven für jedes Weibchen etwa auf einer Geraden.

Vergleich der Reaktionsmaxima bezüglich ihrer absoluten Antworthöhe. Bisher wurden die Reaktionsmaxima der verschiedenen Meßreihen für jedes Weibchen nur bezüglich ihrer Lage zueinander verglichen. Die absoluten Antworten auf die in den Meßkurven am besten beantworteten Silben-Pausen-Kombinationen sind jedoch nicht alle gleich hoch, d.h. diese Kombinationen sind verschieden gut wirksam.

(a) Normierung. Die Reaktionsmaxima der einzelnen Antwortkurven lassen sich nur vergleichen, wenn alle Kurven auf ein

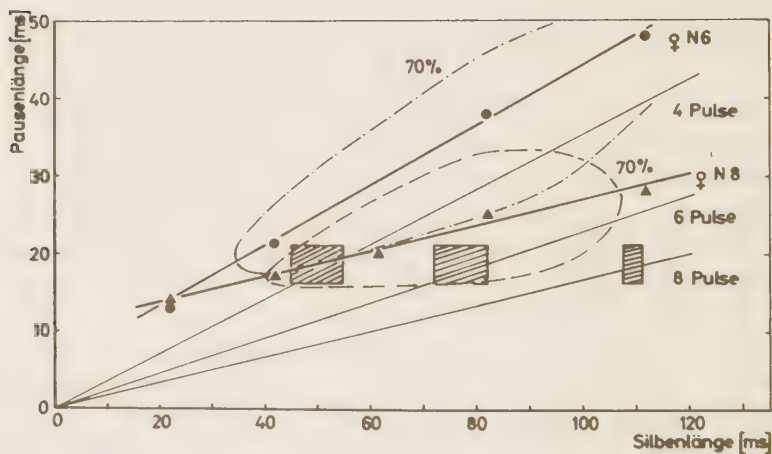


Abb. 19. Vergleich der weiblichen Lautschemata von 28°C mit den bei dieser Temperatur möglichen Silben-Pausen-Kombinationen in den Gesängen der Männchen (▨). Die Reaktionsmaxima der verschiedenen Meßreihen von Weibchen N 6 (●) und N 8 (▲) liegen jeweils etwa auf einer Geraden. Für beide Weibchen sind die 70%-Antwortlinien aus den Abbildungen 20 bzw. 21 eingezeichnet. Die Nullpunktgeraden sind aus Abbildung 9 entnommen; sie stellen das Silben-Pausen-Verhältnis der 4-, 6- und 8-pulsigen Silben bei verschiedenen Temperaturen dar.

gleiches Stimmungsniveau normiert sind. Wie kann man eine solche Normierung vornehmen?

Die Transformation, die die Reaktionsprozentsätze der Meßpunkte einer Versuchsreihe bei einer bestimmten Stimmung in die einer anderen überführt, ist sicher nicht linear: Bei höheren Prozentsätzen wird der transformierten Kurve ja eine Sättigung infolge der 100%-Grenze aufgezwungen. Auch im Bereich niedriger Prozentwerte ist eine ähnliche Verzerrung zu erwarten, weil gelegentliche Antworten auf unwirksame Attrappen sich nicht von der Spontanaktivität und sonstigen reizunabhängigen Einflüssen trennen lassen. Das vorliegende Datenmaterial ist leider zu gering, um eine solche Transformationsfunktion zu bestimmen. Deshalb war ich auf eine vereinfachte Normierung angewiesen. Von den sich anbietenden multiplikativen oder additiven Transformationen erscheint die additive am ehesten angebracht.

HEILIGENBERG (1969) hat festgestellt, daß ein künstlicher chirp-Laut die chirp-Rate eines territorialen Heimchens additiv erhöht. Damit würde sich der Prozentsatz der Antworten bei verschiedenen vorgegebenen Bereitschaften für alle Messungen nur um einen konstanten Wert unterscheiden. Aus meinen Messungen geben z.B. die beiden Meßkurven s_{82}/p_{var} vom 11. und 24. 10. (Abb. 15) einen Hinweis für vorzugsweise Additivität in Bereichen über 20% Reaktion.

(b) Konstruktion des Lautschemas von Weibchen N 6. Die Bereitschaft während der Meßreihe s_{var}/p_{28} wurde als "Norm"-Stimmung vorgegeben, und alle Antwortkurven der Form s_{konst}/p_{var} in folgender Weise normiert: Die Differenz zwischen den beiden Prozentsätzen derjenigen Silben-Pausen-Kombination, die sowohl in der Normkurve als auch in der zu transformierenden Meßreihe enthalten war, wurde zu jedem Prozentsatz der übrigen Meßpunkte der Versuchsreihe, die auf das Bereitschaftsniveau der vorgegebenen Antwortkurve gebracht werden sollte, addiert (bzw. subtrahiert). Dabei ergaben sich die theoretisch erwarteten Werte für die Reaktions-prozentsätze der Kurve s_{var}/p_{13} , die gleichzeitig

mit der "Normkurve" s_{var}/p_{28} gemessen worden war, also bei gleichem Stimmungsniveau. Die Übereinstimmung zwischen den durch additive Normierung erhaltenen und den gemessenen Werten bestätigt, daß die Annahme berechtigt ist, der Antwort-Prozentsatz für verschiedene Attrappen unterscheide sich in einem gewissen Bereich - gemessen an unterschiedlichen Bereitschaftsniveaus - um etwa den gleichen Wert.

Von den in dieser Weise behandelten Antwortkurven wurde der zu einem bestimmten Prozentsatz gehörige Silben- bzw. Pausenwert abgelesen und in einer Silben-Pausen-Fläche eingetragen. In Abb. 20 sind alle Punkte, die zu gleichem Prozentsatz beantwortet wurden, untereinander verbunden. Beim Stimmungsniveau vom 19. 10. der Normkurve wurde mit 30% und mehr ein großer Teil der in der Silben-Pausen-Fläche enthaltenen Kombinationen, dagegen nur ein schmaler Bereich über 90% beantwortet.

Auf gleiche Weise ist das Lautschema von Weibchen N 8 entstanden (Abb. 21). Grundsätzlich stimmt es mit dem von Weibchen N 6 überein. Entsprechend der geringeren Steigung der Verbindungsgeraden der Reaktionsmaxima (Abb. 19) verläuft es weniger diagonal.

Bedenkt man, daß - da keine Paarungen zugelassen wurden - die Schwelle der Versuchstiere, auf Männchengesang zu antworten, extrem niedrig angenommen werden kann, so ist erstaunlich, wie eng umgrenzt das Lautschema ist. Nur mit sehr spezifischen Reizen läßt sich eine Antwort auslösen.

Der Einfluß der Temperatur auf das Lautschema. Der Gesang der Männchen ist stark von der Temperatur abhängig. Das legt die Frage nahe, ob auch das weibliche Lautschema von der Temperatur beeinflusst wird, ob also die am besten beantworteten Silben-Pausen-Kombinationen bei verschiedenen Temperaturen sich ändern.

Die bisherigen Versuche wurden bei $28 \pm 1^\circ\text{C}$ Lufttemperatur durchgeführt. Um auf Temperaturabhängigkeit zu prüfen, erwärmte ich den Testkasten mit einer Glühbirne auf 33°C .

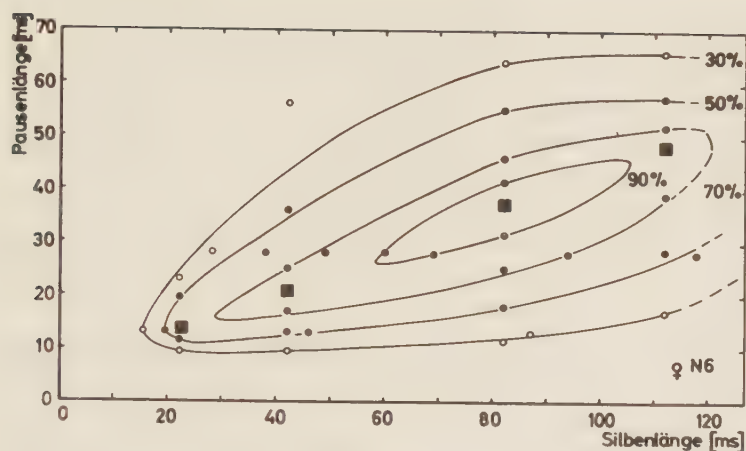


Abb. 20. Das Lautschema von Weibchen N 6 bei 28°C. Die zugrunde liegenden Meßreihen wurden auf ein vorgegebenes Bereitschaftsniveau transformiert. Gleich hoch beantwortete Meßpunkte sind untereinander verbunden.

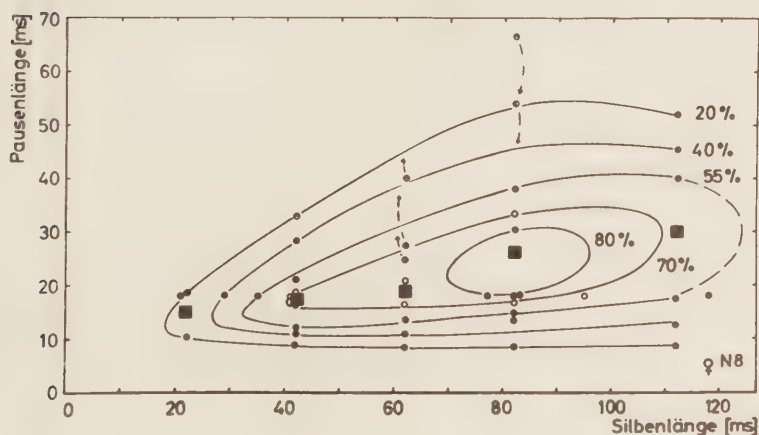


Abb. 21. Das Lautschema von Weibchen N 8 bei 28°C. Die zugrunde liegenden Meßreihen wurden auf ein vorgegebenes Bereitschaftsniveau transformiert. Gleich hoch beantwortete Meßpunkte sind untereinander verbunden.

Aufgrund der Strahlungswärme aber war die Innentemperatur des Versuchstieres sicherlich höher. Abb. 22 zeigt zwei Antwortkurven s_{82}/p_{var} von Weibchen N 6, die bei diesen Temperaturen gewonnen wurden. Zum besseren Vergleich sind beide auf ihr Maximum normiert. Bei 28°C lag das Maximum der Reaktion wie bei den sonstigen Messungen (Abb. 16) bei 38 ms. Nach Erhöhung der Temperatur auf mehr als 33°C verschob es sich um 20 ms auf die Silben-Pausen-Kombination s_{82}/p_{18} . Bei anschließender Temperatursenkung ging es wieder auf den alten Wert zurück.

Diese Meßreihe ergibt, daß bei höheren Temperaturen kürzere Pausenlängen bevorzugt werden. Weitere Messungen der Art s_{var}/p_{konst} müßten zeigen, ob sich auch die bevorzugten Silbenlängen mit steigender Temperatur verkürzen.

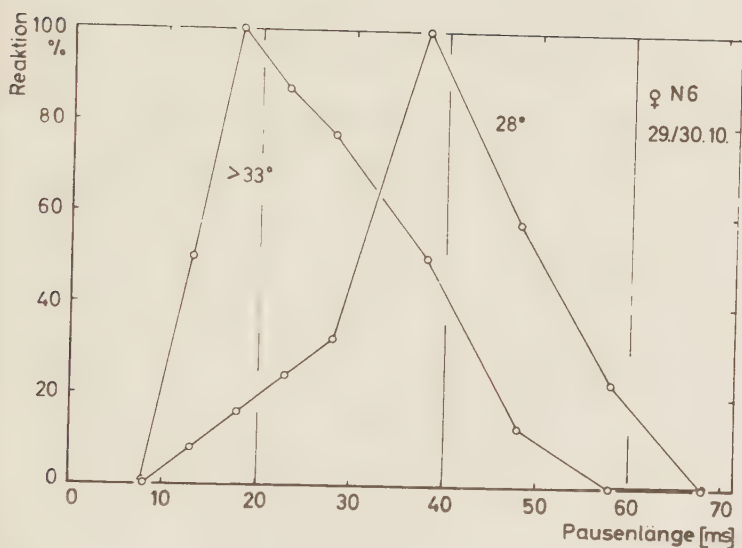


Abb. 22. Temperaturabhängigkeit des Reaktionsmaximums der Neßreihe s82/pvar von Weibchen N 6. Bei höherer Temperatur war der Testkasten von einer Glühbirne aufgeheizt, durch Strahlungswärme die Körpertemperatur des Weibchens daher sicher höher als die gemessene Lufttemperatur von 33°C.

Diskussion

Alle Arten der Unterfamilie Acridinae sind mit einem im Prinzip gleichartigen lauterzeugenden Apparat ausgestattet. Mit Hilfe dieses Apparates hat jede Art dennoch spezifische Gesänge entwickelt: Die morphologischen Gegebenheiten legten nahe, ein charakteristisches neuro-muskuläres Erregungsmuster durch die Bewegung der Beine entlang der Schrillader in ein Lautmuster zu übersetzen. Dieses hat den Vorteil, daß es - eben weil die Information in einem zeitlichen Muster steckt - gegenüber Störgeräuschen wenig anfällig ist. (Gleichzeitig ist mit dieser "Erfindung" die Möglichkeit einer enormen Anzahl an spezifischen Mustern beliebiger Komplexität gegeben).

Für *Ch. biguttulus* ergaben die Experimente, daß die Parameter Silben- und Pausenlänge des relativ komplizierten Gesangsmusters die wesentliche Rolle für das Erkennen des Artgesanges spielen: Das Heuschreckenweibchen beantwortet Attrappen der vorgegeben Reizklasse nur dann zu einem hohen Prozentsatz, wenn diese Parameter bestimmte, voneinander abhängige Werte annehmen. Aus dem Verhalten der Weibchen gegenüber Männchengesang kann man den Versparametern nur untergeordnete Bedeutung zuerkennen. Auf Verse, die keine Silben- Pausen-Struktur aufweisen, die also nur aus weißem Rauschen aufgebaut sind, antworten die Weibchen nicht, selbst wenn diese Verse in der natürlichen Dauer und Zeitfolge geboten werden. Der Versrhythmus als solcher löst also keine Antworten aus. Andererseits aber wird die Wirksamkeit einer Attrappe mit geeigneter Silben-Pausen-Struktur durch die Anzahl der gebotenen Verse erhöht. Wie aus Abb. 13 zu entnehmen ist, erfolgten nach dem ersten Vers 56%, nach dem zweiten Vers 83% und nach dem dritten Vers 93% aller gegebenen Antworten.

Es wäre noch zu prüfen, ob und wie die Wirksamkeit einer Lautattrappe auch noch durch Verslänge und Pulsparameter

beeinflusst wird.

Anhand meiner Versuche läßt sich nichts darüber aussagen, in welchem Frequenzbereich das artcharakteristische Muster am wirksamsten ist. Hierzu müßte man eine wirk=same Silben-Pausen-Attrappe in verschiedenen schmalen Frequenzbändern anbieten und an der Reaktion die Mindest=breite und die Lage des bevorzugten Frequenzbandes fest=stellen.

Elektrophysiologische Befunde an Orthopteren (AUTRUM 1960, WEVER & VERNON 1959 u.a.) haben erwiesen, daß das Tympanalorgan für hohe Frequenzbereiche besonders empfind=lich ist.

Man kann daher erwarten, daß Lautattrappen wirksamer sind, wenn sie höhere Frequenzanteile enthalten. Nach Spektrogrammen enthält biguttulus-Gesang Frequenzen bis zu 50 kHz (DUMORTIER 1963). Da bei meinen Versuchen der Lautsprecher ein Frequenzband von nur 2 bis 17 kHz ab=strahlte, könnte hierdurch erklärt werden, daß keiner der gegebenen Tests die Wirksamkeit von Männchengesang ganz erreichte. Es wäre ferner zu verstehen, daß auch eine Tonbandschleife mit biguttulus-Gesang wegen des nach oben begrenzten Frequenzbereiches nicht die Wirksamkeit des natürlichen Gesanges hatte. Dieser Unterschied dürfte kaum auf optischen und olfaktorischen Reizen, die vom Männchen ausgehen beruhen, denn auch in Gegenwart der Männchen wurden die Attrappen nicht besser beantwortet.

Vergleich der in den Abschnitten I und II gewonnenen

Ergebnisse. Die Silben-Pausen-Werte, die bei einer vor=gegebenen Temperatur im Männchengesang enthalten sind, liegen in einem relativ engen Bereich (bei 28°C:

$s = 50 \pm 5 \text{ ms} / p = 18.5 \pm 2.5 \text{ ms}$ für 4-pulsige Silben
 $s = 78 \pm 4 \text{ ms} / p = 18.5 \pm 2.5 \text{ ms}$ für 6-pulsige Silben und
 $s = 109 \pm 2 \text{ ms} / p = 18.5 \pm 2.5 \text{ ms}$ für 8-pulsige Silben).

Dagegen ist der Bereich von Silben-Pausen-Kombinationen, auf die bei gleicher Temperatur (28°C) ein aktiv paarungsbereites Weibchen relativ gut ansprechen würde, wesentlich größer; die Weibchen antworteten sogar auf Silbenlängen von 22 ms, die in den Gesängen der Männchen nicht auftreten.

In Abb. 19 ist für die Weibchen N 6 und N 8 die 70%-Antwortlinie der Lautschemata über der Silben-Pausen-Fläche eingezeichnet. (Der Unterschied im Umfang beruht vor allem darauf, daß die Lautschemata beider Weibchen je auf ein willkürlich vorgegebenes Stimmungs-niveau normiert sind).

Man sollte erwarten, daß innerhalb dieser 70%-Linie auch diejenigen Silben-Pausen-Kombinationen des Männchengesanges liegen, der bei der gleichen Temperatur wie das Lautschema, also bei 28°C , aufgenommen wurde. Für Weibchen N 8 trifft das ungefähr zu: Das Lautschema enthält die Silben-Pausen-Werte sowohl von Versen aus 4- wie auch aus 6-pulsigen Silben; allerdings werden 8-pulsige Silben, die bei 28°C aber sehr selten auftreten, von der 70%-Antwortlinie nicht mehr erfaßt (Abb. 19).

Weibchen N 6 würde dagegen mit 70% gerade noch auf Verse mit 4-pulsigen Silben ansprechen. Das gesamte Lautschema dieses Weibchen scheint ziemlich weit nach längeren Pausen hin verschoben, d.h. es würde nur auf 4-pulsige Silben in Gesängen niedriger Temperaturen ($\leq 26^{\circ}\text{C}$) ansprechen.¹⁰⁾

¹⁰⁾ Möglicherweise sind die Daten von Weibchen N 6 durch die Haltungsbedingungen gegenüber dem Normalfall etwas verändert: Um auch im Oktober und November, wenn es im Freiland keine jungen Weibchen mehr gibt, wenig gealterte Versuchstiere zu haben, hielt ich dieses Weibchen nach der Adulthäutung über etwa 3 Wochen bei nur ca. 15°C . Während dieser Zeit war es wenig aktiv und legte z.B. nur dreimal Eier ab.

Zur Temperaturabhängigkeit des Lautschemas. Ein großer Teil der Silben-Pausen-Werte, die in Männchengesängen jeweils verschiedener Temperaturen vorkommen, liegt innerhalb der 70%-Antwortlinie (Abb. 19). So enthält das Lautschema von Weibchen N 8 bei 28°C die Silben-Pausen-Werte, die in den Gesängen mit 4- und 6-pulsigen Silben zwischen 23 und 30°C auftreten. (Dazu wurden an den Schnittpunkten der Geraden für 4- bzw. 6-Pulser mit der 70%-Linie in Abb. 19 die Silbenlängen abgelesen und in Abb. 7 die zu diesen Silbenlängen gehörigen Temperaturen festgestellt). Das würde bedeuten, daß das Weibchen beim Erkennen des Gesanges die Temperatur nicht einbezieht, da die möglichen Silben- und Pausenlängen von Männchengesängen innerhalb eines weiten Temperaturbereiches im Schema enthalten sind.

Dafür spricht auch folgende Beobachtung: Gelegentlich gab ich, um die Reaktionsbereitschaft eines Weibchens zu prüfen, eines der Männchen, die unter 20°C gehalten wurden, in den wärmeren Testkasten. Dieses begann meist sofort zu singen, und in vielen Fällen reagierte das Weibchen darauf. (Es wurde allerdings nicht geprüft, ob der Gesang gleich-temperierter Männchen wirksamer gewesen wäre).

Dennoch wurde aber ein Temperatureinfluß auf das Lautschema festgestellt. Nach Abb. 22 bewirkte eine Erhöhung um (wahrscheinlich wesentlich) mehr als 5°C, daß sich das Reaktionsmaximum der Meßreihe s_{82}/p_{var} von s_{82}/p_{38} auf s_{82}/p_{18} verlagerte. Eine temperaturabhängige Bevorzugung verschiedener Pulsraten beobachtete auch WALKER (1958) bei *Oecanthus nigricornis*: Die Weibchen "verrechnen" die Temperatur und reagieren am besten auf die Pulsrate, die das Männchen bei der Temperatur singt, in der sich das Weibchen gerade befindet.

Würde man den gemessenen Temperatureffekt auch auf alle anderen Silben-Pausen-Kombinationen übertragen und somit das gesamte Lautschema von Weibchen N 6 um ca. 20 ms in Richtung kürzerer Pausen verschieben, enthielte es nicht nur die Silben-Pausen-Kombinationen für höhere Temperaturen,

sondern sämtliche vorkommende Kombinationen überhaupt. Das würde bedeuten, daß bei einer für die Heuschrecke angemessenen Temperatur um 35°C (wie sie an sonnigen Augusttagen herrschen mag) das Weibchen auf Gesang jeder Temperatur in physiologischen Bereichen ansprechen würde. Dagegen wäre bei niedriger Temperatur - 28°C Lufttemperatur dürften für eine Heuschrecke relativ gering sein - nur das Erkennen von Gesängen niederer Temperaturen möglich. So enthielt bei 28°C die 70%-Linie von Weibchen N 8 die Silben-Pausen-Kombinationen für höhere Temperaturen nur bis 30°C , für niedere aber bis etwa 23°C . Würde man das Lautschema auch dieses Weibchens in gleicher Weise nach kürzeren Pausenlängen verschieben, schloße es ebenfalls die Silben-Pausen-Kombinationen der Männchengesänge aller Temperaturen ein.

Das Lautschema von *Ch. biguttulus* im Rahmen der Ergebnisse anderer Autoren. Eine zusammenfassende Übersicht, welche spezifischen Elemente das Erkennen art eigener Lautäußerungen bei Insekten ermöglichen, gibt DUMORTIER (1963 a).

Bei einigen Dipteren ist die Tonfrequenz das artspezifische Merkmal: Männchen von *Aedes aegypti* werden von reinen Sinustönen, die im Bereich des Flugtones der Weibchen liegen, angelockt (ROTH 1948, WISHART & RIORDAN 1959).

Die Gesänge verschiedener Grillenarten haben zwar auch sehr schmalbandige Frequenzspektren, jedoch werden diese häufig artcharakteristischen Trägerfrequenzen nicht zum Erkennen ausgenutzt.

WALKER (1958) stellte für *Oecanthus*-Arten fest, daß die Weibchen auf eine bestimmte Rate der Pulse im kontinuierlichen Gesang der Männchen ansprechen; eine Änderung der Trägerfrequenz hatte keinen Einfluß auf die Reaktion der Tiere.

O. niveus reagiert dagegen auf den Rhythmus der in regelmäßigem Abstand von ca. 150 ms aufeinander folgenden chirps.

Die Rate der Pulse genügt bei dieser Art nicht zum Erkennen des Gesanges, erhöht aber die Wirksamkeit gegenüber künst-

lichen chirps ohne Pulsstruktur.

Eine Rate ist auch bei anderen Insekten das wesentliche Erkennungskriterium; z.B. antworten Weibchen von *Capnia bifrons* (Plecoptera) zu hohem Prozentsatz auf Trommelstöße in einer Schlagfrequenz von 90 ± 12 Hz, während die Dauer eines Trommelstoßes in weiten Grenzen (60 bis 120 ms) variieren kann (RUPPRECHT 1968).

Für *Ephippiger bitterensis* betrachtet DUMORTIER (1963 a) die Zahl der Pulse, die einen chirp aufbauen, als wesentliches Erkennungsmerkmal; Weibchen dieser Art bevorzugen im Wahlexperiment signifikant den ein- oder zwei-pulsigen chirp des Gesanges ihrer Art vor den drei- bis fünf-pulsigen chirps von *E. cunii* und allerdings auch vor dem langen ein-pulsigen chirp von *E. nigromarginata*. (Gleichzeitig variierte mit der Zahl der Pulse allerdings auch die Dauer des Gesamtreizes, so daß ein Einfluß der Gesamtdauer auf die Wirksamkeit nicht auszuschließen ist).

Bei Feldheuschrecken scheinen komplexere Muster für die Arterkennung notwendig zu sein. So stellte LOHER (1957) fest, daß *Ch. biguttulus* auf Attrappen, deren Pulse in der Silbenrate des natürlichen Gesanges geboten wurden, nicht reagiert.

Für *Ch. brunneus* gibt es nicht nur eine optimal wirksame Versrate (10 bis 13 Verse pro Sekunde), sondern auch eine optimal wirksame Verslänge (110 bis 130 ms) (WEIH 1951). Aus dem relativ geringen Datenmaterial geht nicht hervor, ob diese beiden Parameter absolute, optimal wirksame Wertebereiche oder voneinander abhängige Optimalwerte haben, wie es bei *Ch. biguttulus* der Fall ist. Bei diesem muß man daher eine komplizierte zentrale Verarbeitung der Parameter akustischer Reize vermuten.

Zusammenfassung

I.

1. Der Gesang von *Chorthippus biguttulus* (L.) ist ein charakteristisch amplitudenmoduliertes Lautmuster: Ein Vers von 2 bis 4 Sekunden Dauer besteht aus 20 bis 60 Silben. Die Silben sind ihrerseits aus Pulsen zwischen 10 und 18 ms Dauer aufgebaut (Abb. 4).
2. Die Silben innerhalb eines Verses bestehen stets aus einer geraden Anzahl von Pulsen. Es gibt drei Silbentypen: 4-, 6- und 8-Pulser.
3. Mit steigender Temperatur verkürzen sich sowohl die mittleren Silbenlängen der drei verschiedenen Typen als auch die mittleren Silbepausenlängen. Das Verhältnis eines jeden Silbenlängentyps zur Pausenlänge bleibt bei Temperaturänderung konstant (Abb. 7,8,9).
4. Die Feinstruktur des Verses (die Silbepausen und die aus Pulsen aufgebauten Silben) ist bei einer vorgegebenen Temperatur innerhalb einer Population und wohl auch für verschiedene Populationen sehr wenig variabel (Abb. 9).
5. Die beiden Gesangsformen Normal- und Werbewechselgesang unterscheiden sich bezüglich Lautstärkenänderung, Länge und Anzahl der Verse (WEIH 1951), nicht aber im zeitlichen Muster der Silben und Pulse.

II.

1. Der Antwort-Prozentsatz des Weibchens auf eine Lautattrappe ist streng mit dem Eiablagezyklus korreliert: 1 bis 3 Stunden vor der Eiablage sinkt die Antwortbereitschaft auf 0% Reaktion, 20 bis 60 Minuten nach der Eiablage antworten die Weibchen wieder (Abb. 12).
2. Attrappen aus "weißem" Rauschen, im Rhythmus der Verse geboten, sind unwirksam.
3. Das Lautschema (Korrelat des Gesanges auf seiten des Empfängers) bleibt während der Lebensdauer eines Weibchens konstant (Abb. 15).
4. Eine Lautattrappe aus getastetem Rauschen ist nur dann wirksam, wenn die Parameter Silben- und Pausenlänge bestimmte voneinander abhängige Werte annehmen. Mit steigender Silbenlänge wird die bevorzugte Pause ebenfalls länger. Die Reaktionsmaxima der Meßreihen s_{konst}/P_{var} liegen annähernd auf einer Geraden. (Abb. 19).
5. Mit steigender Temperatur werden bei vorgegebener Silbenlänge kürzere Pausen bevorzugt (Abb. 22).
6. Das auf ein vorgegebenes Stimmungsniveau normierte Lautschema enthält die Silben-Pausen-Kombinationen der Männchengesänge eines weiten Temperaturbereiches (Abb. 19) (Weibchen N 6 s. Diskussion).

Literatur

- ADAM, L.J. (1967): Funktionsbereiche einzelner Hörneurone im Gehirn und Tonbereiche arteigener Laute der Heuschrecke *Locusta migratoria*.-- Verh. d. deutsch. Zool. Ges. S.: 622-629.
- AUTRUM, H. (1960): Phasische und tonische Antworten vom Tympanalorgan von *Tettigonia viridissima*.-- Acustica 10: 339-348.
- AUTRUM, H. (1963): Anatomy and physiology of sound receptors in Invertebrates.-- In BUSNEL, R.G.: Acoustic behaviour of animals.-- Elsevier-Verlag, Amsterdam - London - New York: 412-433.
- BUSNEL, R.G. (1956): Étude d'un des caractères physiques essentiels des signaux acoustiques des réactogènes artificiels sur les Orthoptères et d'autres groupes d'Insectes.-- Ins.Soc. 2: 11-16.
- BUSNEL, R.G., B. DUMORTIER & M.C. BUSNEL (1956): Recherches sur le comportement acoustique des *Ephippigères* (Orthoptères, Tettigoniidae).-- Bull. Biol. 3: 221-286.
- BUSNEL, R.G. & W. LOHER (1961): Declenchment de phonoreponses chez *Chorthippus brunneus* (THBG.) *Acridinae*.-- Acustica 11: 65-70.
- DUMORTIER, B. (1963): The physical characteristics of sound emission in Arthropoda.-- In BUSNEL, R.G.: Acoustic behaviour of animals.-- Elsevier-Verlag, Amsterdam - London - New York: 346-373.
- DUMORTIER, B. (1963 a): Ethological and physiological study of sound emissions in Arthropoda.-- In BUSNEL, R.G.: Acoustic behaviour of animals.-- Elsevier-Verlag, Amsterdam - London - New York: 583-654.
- FABER, A. (1929): Die Lautäußerungen der Orthopteren I.-- Z. Morph. u. Ökol. d. Tiere 13: 745-803.
- FABER, A. (1953): Laut- und Gebärdensprache bei Insekten. Orthoptera I.-- Stuttgart.
- FABER, A. (1957): Über den Aufbau von Gesangsformen in der Gattung *Chorthippus* FIEB. (Orthoptera).-- Stutt. Beitr. z. Natknd. 1: 1-28.

- HASKELL, P.T. (1956): Hearing in certain Orthoptera. II. The nature of the response of certain receptors to natural and imitation stridulation.-- J. exptl. Biol. 33: 767-776.
- HASKELL, P.T. (1958): Stridulation and associated behaviour in certain Orthoptera. II. Stridulation of the females and their behaviour with males.-- Anim. Behav. 6: 27-42.
- HEILIGENBERG, W. (1969): The effect of stimulus chirps on a cricket's chirping (*Achaeta domestica*).-- Z. vergl. Physiol. 65: 70-97.
- JACOBS, W. (1944): Einige Beobachtungen über Lautäußerungen bei weiblichen Feldheuschrecken.-- Z.f.Tierpsychol. 6: 141.
- JACOBS, W. (1948): Vergleichende Verhaltensforschung bei Feldheuschrecken.-- Verh. d. deutsch. Zool. Ges.
- JACOBS, W. (1949): Über den Weibchengesang bei Feldheuschrecken. Verh. d. deutsch. Zool. Ges.
- JACOBS, W. (1953): Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken.-- Z. f. Tierpsychol. Beiheft 1.
- JACOBS, W. (1963): Über das Singen der Feldheuschrecke *Chorthippus biguttulus* (L.) in verschiedenen Bereichen Mittel- und Westeuropas.-- Z. f. Tierpsychol. 20: 446-460.
- KATSUKI, Y. & N. SUGA (1958): Electrophysiological studies on hearing in common insects in Japan.-- Proc. Jap. Acad. 34: 633-638.
- LEROY, Y. (1963): Le rythme comme élément spécifique des signaux sonores d'appel sexuel des Grillons (Orthoptères, Ensifères).-- Compt. Rend. Acad. Sci. 256: 2706
- LOHER, W. (1957): Untersuchungen über den Aufbau und die Entstehung der Gesänge einiger Feldheuschreckenarten und den Einfluß von Lautzeichen auf das akustische Verhalten.-- Z. f. vergl. Physiol. 22: 313-356.
- MICHELSSEN, A. (1966): Pitch discrimination in the locust ear: observations on single sense cells.-- J. Ins. Physiol. 12: 1119-1131.

- MICHELSSEN, A. (1968): Frequency discrimination in the locust ear by means of four groups of receptor cells.-- *Nature* 220: 585-586.
- MÜLLER, H.P. (1965): Zur Frage der Steuerung des Paarungsverhaltens und der Eireifung bei der Feldheuschrecke *Euthystira brachyptera* OCSK. unter besonderer Berücksichtigung der Rolle der Corpora allata.-- *Z. f. vergl. Physiol.* 50: 447-497.
- PERDECK, A.C. (1957): The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (*Chorthippus brunneus* THUNB. and *Ch. biguttulus* L.).-- *Behaviour* 12: 1-75.
- PUMPHREY, R.J. (1940): Hearing in Insects.-- *Biol. Revs. Cambridge Phil. Soc.* 15: 107-132.
- RENNER, M. (1952): Analyse der Kopulationsbereitschaft des Weibchens der Feldheuschrecke *Euthystira brachyptera* OCSK. in ihrer Abhängigkeit vom Zustand des Geschlechtsapparates.-- *Z. f. Tierpsychol.* 9: 122-154.
- ROTH, L.M. (1948): A study of mosquito behavior. An experimental laboratory study of the sexual behavior of *Aedes aegypti* (L.).-- *Am. Midland Naturalist* 40: 265-352.
- RUPPRECHT, R. (1968): Das Trommeln der Plekopteren.-- *Z. f. vergl. Physiol.* 59: 38-71.
- WALKER, T.J. (1958): Specificity in the response of female tree crickets (Orthoptera, Gryllidae, Oecanthinae) to calling songs of the males.-- *Ann. Entom. Soc. Am.* 50: 626-636.
- WEIH, A.S. (1951): Untersuchungen über das Wechselsingen (Anaphonie) und über das angeborene Lautschema einiger Feldheuschrecken.-- *Z. f. Tierpsychol.* 8: 1-41.
- WEVER, E.G. & J.A. VERNON (1959): The auditory sensitivity of Orthoptera.-- *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.* 45: 413-419.
- WISHART, G. & D.F. RIORDAN (1959): Flight responses to various sounds by adult males of *Aedes aegypti* (L.).-- *Can. Entom.* 91: 181.

Lebenslauf

Dagmar Uhrig

- | | |
|------------------|--|
| 11. 12. 1944 | Geboren in Helmstedt als Tochter des
Dr. Kurt Uhrig und seiner Ehefrau
Dr. Edith geb. Gerhardt |
| Ostern 1951 | Einschulung in die Grundschule |
| März 1964 | Abitur an der Elly-Heuss-Schule in
Wiesbaden |
| 1964 - 1966 | Studium der Biologie in Mainz
Vorlesungen, Übungen und Praktika in den
Fächern Zoologie, Botanik, Chemie.
Physik und Mathematik |
| 2. 11. 1966 | Diplom-Vorexamen für Biologie in Mainz |
| Nov. 1966 - 1967 | Studium der Zoologie in München |
| August 1968 | Beginn der Experimente zu vorliegender
Dissertation |

